

SOCIETAS PRO FAUNA ET FLORA FENNICA

QH
7
S76

ACTA BOTANICA FENNICA

1, N:o 1

1-5

HELSINGFORSIAE
1925

ACTA BOTANICA FENNICA 1, N:o 1

DIE ARTENZAHL ALS PFLANZENGEOGRAPHISCHER
CHARAKTER

SOWIE

DER ZUFALL UND DIE SÄKULARE LANDHEBUNG
ALS PFLANZENGEOGRAPHISCHE FAKTOREN

EIN PFLANZENGEOGRAPHISCHER ENTWURF,
BASIERT AUF MATERIAL AUS DEM
ÄLÄNDISCHEN SCHÄRENARCHIPEL

VON

ALVAR PALMGREN

Mit zwei Karten

(Eingegangen im September 1924)

HELSINGFORS 1925

HELSINGFORS

1 9 2 5

DRUCK VON A.-G. F. TILGMANN

*Meiner Gattin, der treuen Mitarbeiterin bei meinen Studien
auf Åland.*

INHALTSÜBERSICHT.

	Seite
<i>Vorwort</i>	7
I. <i>Leitende Gesichtspunkte</i>	9
Die Bedeutung einer eingehenden Kenntnis des Vorkommens und der Verbreitung der einzelnen Arten innerhalb kleinerer pflanzengeographischer Gebiete	9
Eine Schärenlandschaft (skärgård) als pflanzengeographisches Untersuchungsobjekt	15
II. <i>Die Artenzahl als pflanzengeographischer Charakter</i>	18
Zur Frage von Artenzahl und Areal	32
III. <i>Die hohe Artenzahl auf Åland und einige ihrer Ursachen</i>	44
1. Die Artenzahl auf Åland	44
2. Die Entfernung und die Exposition für die Bewachsung als pflanzengeographische Faktoren	57
3. Die säkulare Landhebung als pflanzengeographischer Faktor ..	66
4. Die Schärenlandschaftsnatur eines Gebietes als pflanzengeographischer Faktor	85
5. Der mosaikartig zersplitterte Landschaftscharakter als wirksamer Faktor	89
IV. <i>Einige Züge der Verteilung der Arten auf Åland und die wahrscheinlichen Ursachen dazu</i>	92
1. Gleichmässig verbreitete Arten	93
2. Nach Osten zu abnehmende Frequenz; die Entfernung als wirksamer Faktor	97
Arten an ihren Grenzlinien	102
3. Ungleichmässiges Vorkommen infolge verschieden günstiger Exposition für die Bewachsung	108
4. Gruppenweises Vorkommen; die Exposition für die Bewachsung und die Entfernung als Faktoren	111
5. Unterschiede zwischen der Flora in den Küsten- und Schären- gegenden Ålands und in dessen zentraleren Teilen. Küsten- flora und Binnenlandsflora	113
6. Seltene Arten	117
V. <i>Der Zufall als pflanzengeographischer Faktor</i>	124
<i>Literaturverzeichnis</i>	139
<i>Zwei Karten</i>	

Vorwort.

Die vorliegende Studie will teils einige Beiträge zu der Kenntnis und dem Verständnis der Vegetation und Flora von Åland geben, teils die Aufmerksamkeit auf einige Probleme lenken, denen ein allgemeineres pflanzengeographisches Interesse zuzukommen scheint und die daher in die pflanzengeographische Diskussion aufzunehmen sein dürften. Sie ist entstanden, während der Verfasser mit der Einsammlung und Bearbeitung von Material für einige neue Studien über die Pflanzenwelt von Åland, u. a. über die der Ufer beschäftigt war. Die Darstellung befasst sich mit mehreren untereinander recht verschiedenen Problemen, die sich infolge der spezifischen Verhältnisse auf Åland gegenseitig berühren. Ein näheres Eingehen auf dieselben hätte jedes zu einer besonderen Untersuchung für sich gemacht. Dies hat dem Verfasser jedoch diesmal seine Zeit nicht gestattet. Die Darstellung will also, wie auch der Titel andeuten soll, zunächst als eine vorläufige Mitteilung, als ein *Arbeitsprogramm* aufgefasst sein.

Um Missverständnissen vorzubeugen, sei ausdrücklich hervorgehoben, dass in dieser Schrift keine Darstellung aller der Faktoren gegeben werden soll, die bestimmend auf die Vegetation von Åland eingewirkt haben. Vielmehr werden hier nur einige solche beachtet, die bei der pflanzengeographischen Diskussion wesentlich übersehen worden sind. Von Faktoren, die mächtig dazu beigetragen haben, der åländischen Pflanzenwelt ihren Charakter zu verleihen, und die in bezug auf den Grad ihrer Wirkungen noch näher zu beleuchten sind, seien das auf Åland herrschende insulare Klima und der vielerorts kalkhaltige Boden genannt (siehe Verf.: »Studier öfver löfängsområdena på Åland. Ett bidrag till kännedomen om vegetationen och floran på torr och på frisk kalkhaltig grund«, I, 1915, S. 110—115).

Dankbar erwähne ich, dass ich für das fünfte Kapitel »Der Zufall als pflanzengeographischer Faktor« mit Herrn Dr. ARVI GROTEFELT, Professor der theoretischen Philosophie und Herrn Dr. GUNNAR LANDTMAN, Dozent der Soziologie an der Universität Helsingfors, habe Rücksprache nehmen können. Beim Einsammeln, Ordnen und Bearbeiten des Materials hat mir wie früher meine Frau die grösste Hilfe geleistet. Schliesslich will

ich erwähnen, dass ich Gelegenheit gehabt habe, mit meinen Freunden Herrn Prof. Dr. J. G. GRANÖ und Herrn Dozent Dr. ERNST HÄYRÉN die in der Abhandlung berührten Probleme zu besprechen; besonderen Dank schulde ich Herrn Prof. Granö für sein grosses Entgegenkommen sowie für die guten Ratschläge, die er mir in seiner Eigenschaft als Sekretär der Geographischen Gesellschaft Finnlands erteilt hat. — Das auf Schwedisch verfasste Original ist gütigst von Herrn Prof. Dr. GUSTAV SCHMIDT, Lektor der deutschen Sprache an der Universität Helsingfors, ins Deutsche übersetzt.

Für eine Unterstützung, die mir aus dem Sohlbergschen Donationsfonds der Finnischen Wissenschaftssozietät gewährt worden ist, erlaube ich mir meinen besten Dank auszusprechen.

Vorliegende Arbeit erscheint gleichzeitig in *Fennia* 46, Nr 2, und *Acta Botanica Fennica* 1, Nr 1.

I.

Leitende Gesichtspunkte.

Die Bedeutung einer eingehenden Kenntnis des Vorkommens und der Verbreitung der einzelnen Arten innerhalb kleinerer pflanzengeographischer Gebiete.

Bei meinen Studien über die Pflanzenwelt des in so vieler Hinsicht einzig dastehenden åländischen Schärenarchipels ist es der leitende Gesichtspunkt gewesen, die Darstellung der Flora auf eine möglichst exakte Feststellung der Verbreitung, Frequenz und Dichtigkeit der einzelnen Arten innerhalb des Gebietes zu gründen. In bezug auf die Vegetation wurde eine Detailkenntnis der Zusammensetzung und Struktur der einzelnen Pflanzengesellschaften angestrebt. Über den damit verbundenen Zweck habe ich früher berichtet (1915, S. 40—41; 1917, S. 614—615 = 1922 B, S. 117—118 und Vorbemerkung daselbst; 1921, S. 27—28), ebenso über die Methode, die ich für die Einsammlung des Materials ausgebildet habe (1917, S. 484 = 1922 B, S. 7). Es ist daher an dieser Stelle nur eine kurze Zusammenfassung vonnöten:

Es hat mir offenbar geschienen, dass eine wirklich exakte Kenntnis des Vorkommens und der Frequenz der Arten in einem gewissen *kleineren* pflanzengeographischen Gebiet wie z. B. Åland geeignet sein werde, auch die Gesetze der Verbreitung der Arten im Grossen zu beleuchten. Ja, noch mehr: ein tieferer Einblick in die Ursachen dieser Verteilung *im Grossen* dürfte wohl kaum ohne einen genauen Einblick in die Verteilung *im Detail* und in die Gesetze, die hierbei gewirkt haben, möglich sein. Ist es doch diese Verteilung im Detail, das Leben und das Fortbestehen der einzelnen Art an der einzelnen Wohnstätte, was den Grund und die Voraussetzung des Vorkommens auch im Grossen bildet, ganz ähnlich, wie die Lebensbedingungen der einzelnen menschlichen Individuen und Familien die Voraussetzung zu der Stärke und dem Fortschritt des Gemeinwesens darstellen. Auf einen Einblick in diese Gesetze der Verbreitung im allgemeinen haben meine Studien zunächst abgezielt. Zu einem solchen Studium bietet aber Åland die denkbar besten Voraussetzungen.

Eine natürliche Konsequenz des oben Gesagten ist, dass die Pflanzengeographie sich in ihrem Streben, die Verbreitung der Arten zu erklären, vor die Notwendigkeit einer eingehenden Kenntnis der Biologie und Ökologie der einzelnen Arten gestellt sieht. Dies ist ebenso selbstverständlich, wie dass der Aufbau des natürlichen Systems eine eingehende Kenntnis der einzelnen systematischen Formen erfordert, — ebenso natürlich, wie dass eine tiefere Auffassung von der menschlichen Geschichte und den Gesetzen, die in dieser wirken, als Voraussetzung einen Einblick in die menschliche Psychologie heischt. *Die Arten der Pflanzensystematik im weiteren und engeren Sinn repräsentieren ganz natürlich auch für die Pflanzengeographie die äussersten Einheiten. Es müssen also ihre Natur und ihr Charakter vom pflanzengeographischen Gesichtspunkt aus aufgehehlt werden.* Mit diesen Gesichtspunkten als Leitstern bin ich an das Studium des Seedorns gegangen (*Hippophaë rhamnoides* auf Åland, 1912; s. S. 7).¹⁾ Dabei war es weniger gerade auf diese Art abgesehen als darauf, die Wichtigkeit eines solchen Detailstudiums einer einzelnen Art hervorzuheben.

Es hat einen Mangel der pflanzengeographischen Forschung bedeutet,

¹⁾ In meiner Studie »Die Entfernung als pflanzengeographischer Faktor«, 1921, wird (S. 22) im Zusammenhang mit den Vegetationsgrenzen und der Schwierigkeit, die Ursachen derselben zu ermitteln, hervorgehoben:

»Um grössere Sicherheit bei der Beurteilung der hierhergehörigen Fragen zu gewinnen, dürfte vor allem ein genaues und allseitiges Studium der Ökologie und der Verbreitungsverhältnisse der einzelnen Arten vonnöten sein, ein Studium mit weit grösseren Ansprüchen als denjenigen, die bisher im allgemeinen für die Kenntnis der Stellung der einzelnen Arten in der Natur geltend gemacht worden sind. Es scheinen grosse Aussichten dafür zu bestehen, dass man, wenn nach und nach eine grössere Anzahl solcher Untersuchungen ausgeführt sind und die Methodik vertieft worden ist, einen viel festeren Ausgangspunkt zum Verständnis der Zusammensetzung der Vegetation, als man bisher besitzt, gewinnen wird.«

Unter der Überschrift »Gründe der Unsicherheit epiontologischer Resultate« äussert SCHRÖTER (1913, S. 909):

»Strittig ist ferner namentlich die Wirkung der Verbreitungsmittel, schrittweise oder sprungweise Wanderung. Die ökologische Bedingtheit des Vorkommens und seiner Grenzen ist in keinem einzigen Falle restlos erklärt; noch weniger wissen wir über das Verhalten der einzelnen Arten bei Klima- und Standortänderungen und über die Ueberdauerungsmöglichkeiten bei Klimawechsel; das ergibt eine weitere Unsicherheit auch in der Verwertung fossiler Reste zu Klimaschlüssen, die noch vermehrt wird durch die Möglichkeit des Ersatzes klimatischer durch edaphische Faktoren. Auch die Ursachen des Formationswechsels sind oft strittig: ob klimatisch, ob topographisch, ob biotisch, ob anthropogen bedingt.«

dass sie sich im allgemeinen darauf beschränkt hat, in recht unbestimmter Weise über die wirkliche Verbreitung und Frequenz der Arten Bescheid zu geben (vgl. 1921, S. 7). Dieses Urteil betrifft auch die Mehrzahl der Fälle, wo die Frequenz doch recht ausführlich mittels der gebräuchlichen Termini »häufig«, »weniger häufig« usw. angegeben worden ist, mag auch ein einigermaßen exakter Schlüssel zu den betreffenden Termini mitgeteilt sein. Eine Möglichkeit, sich eine objektive Vorstellung von dem Genauigkeitsgrad des grundlegenden Materials zu bilden, wird dem Leser im allgemeinen nicht geboten, geschweige denn die Möglichkeit, eine Vorstellung über die wirkliche Artzusammensetzung, die *Artenkombination* innerhalb kleinerer begrenzter Teile des behandelten Gebietes zu gewinnen.¹⁾ Meine Erfahrung aus langen, systematisch betriebenen Studien auf Åland hat (wie diejenige manches anderen Botanikers über andere Gegenden) gezeigt, dass auch die häufigste Art selten eine gleichmässige Verbreitung aufweist.²⁾ Manchem offenbart ein Detailstudium die unerwartetsten Lücken, auch wo die Bedingungen des Vorkommens unverändert sind. Nur ein paar Beispiele. *Calamagrostis neglecta*

1) Hierin herrscht also im ganzen immer noch derselbe Mangel, über den A. DE CANDOLLE 1855 klagt (S. 1182):

»J'ai parcouru toutes les Flores et tous les ouvrages de géographie botanique pour trouver des énumérations complètes (par exemple à un dixième près) des Phanérogames croissant à une certaine hauteur, dans une certaine étendue déterminée ou du moins appréciable. On le croira difficilement, mais je puis cependant l'affirmer, je n'ai rencontré que deux localités offrant ces conditions, savoir: le sommet du Brocken et celui du Pic du Midi de Bagnères, à quoi j'ai ajouté le Jardin du glacier du Talèfre, audessus de la mer de Glace, près de Chamounix. Pour toutes les autres localités montueuses, les Flores ou listes de plantes laissent dans le vague, tantôt le fait d'une énumération complète, tantôt la surface de pays envisagée. Il faut donc suppléer par des documents approximatifs.»

2) Lehrreiche Beispiele findet man schon bei DE CANDOLLE 1855, S. 632—634. — S. 631 ist zu lesen:

»La plupart des espèces ne sont pas répandues abondamment et uniformément dans le pays qu'elles sont censées occuper. Souvent les individus sont épars, clair-semés; quelquefois il y a des intervalles d'une certaine grandeur où l'espèce ne se voit plus, tandis que dans le voisinage elle n'est pas rare.»

Die Ungleichmässigkeit der Verbreitung wird von PAUL JACCARD in verschiedenen Schriften hervorgehoben und untersucht (s. das Literaturverzeichnis). Wir entleihen folgende Zitate:

»Nous voyons nombre de plantes considérées comme ubiquistes faire défaut sur de grandes étendues où l'on pouvait, semble-t-il, s'attendre à les rencontrer. D'autre part, la prairie alpine, ce type d'association végétale si caractéristique pour la zone de 2000 à 2500 mètres, présente des dissemblances profondes dans

kommt an Ufern von geeignetem Typus in ganz Åland allgemein vor, — allgemein ausser auf Kökar, wo sie trotz der günstigsten Standortverhältnisse kaum an einer solchen Lokalität zu finden ist. *Odontites simplex* ist in den åländischen Schären im grossen ganzen mehr oder weniger häufig, tritt aber äusserst spärlich in deren nordwestlichen Teilen sowie in Kökar auf. *Anemone nemorosa*, diese Charakterpflanze von Hainen und waldigen Abhängen, fehlt ganz in dem laubwiesenreichen Kirchspiel Brändö und ist in Kökar nur von Idö aufgezeichnet. Die ebenso häufige *Anemone Hepatica* ist in Sottunga nur von Storsottunga notiert. *Saxifraga granulata* erscheint auf Åland im grossen ganzen als Charakterpflanze auf trockenen Abhängen sowie auch auf Hügel- und Felsbuckeln, ist aber in Kökar nur auf dem ganz im Norden gelegenen und vom Verf. zu Sottunga gerechneten Kyrkogårdsö anzutreffen. — Die obigen Beispiele beziehen sich auf Lücken von grösserem Umfang. Meine Laubwiesenstudien (1917) zählen S. 580—585 (= 1922 B, S. 89—93) eine grosse Anzahl Beispiele sehr häufiger Arten auf, die ganz unerwarteterweise an einer oder der anderen Örtlichkeit in Gegenden fehlen, wo die betreffende Art zu den tonangebenden Elementen der Flora gehört. Ich verweise auf die angeführte Stelle.¹⁾

Wo sich die Darstellung der Verbreitungsverhältnisse einer Art nicht auf ein wirklich umfassendes Material von Lokalaufzeichnungen gründet, werden ganz sicher eine Menge Ungleichmässigkeiten in der Verbreitung übersehen. Die Zahl der bei einer Exkursion beobachteten Arten ist im allgemeinen so gross, dass sie das Fehlen einer oder mehrerer, sei es noch so au-

sa composition florale, alors même que les localités envisagées paraissent comparables au point de vue de leur substratum, de leur déclivité, de leur exposition et de leur humidité» (1901 A, S. 265).

»On constate même fréquemment, en dehors de la variation des espèces accessoires, que les espèces dominantes d'une association caractéristique changent d'une localité à l'autre, sans qu'on remarque dans les conditions de la station des changements correspondants» (1901 B, S. 567).

»Malgré l'uniformité physionomique qu'elles présentent, les diverses localités de la prairie alpine sont constituées par des associations florales très différentes, alors même que le territoire envisagé est peu étendu, et possède des conditions oecologiques très uniformes en apparence» (1902 A, S. 123).

S. weiter z. B. 1900, S. 129; 1901 B, S. 547, 548; 1902 A, S. 122; 1908, S. 228.

¹⁾ Meine oben angeführte Studie gibt in Kap. VII (Vergleichende Durchmusterung der Flora der verschiedenen Spezialgebiete) auch eine Vergleichung der Artzusammensetzung in mehreren Gebieten, die teils einander benachbart sind, teils in verschiedenen pflanzengeographischen Distrikten von Åland liegen.

genfälliger Arten leicht nicht zum Bewusstsein kommen lässt. Die Lücken in der Verbreitung werden also kaum in ihrer wirklichen Stärke hervortreten. Man verallgemeinert auch nur zu leicht die Schätzung einer Frequenz, die man für ein Gebiet gefunden hat, und bezieht sie auch auf andere benachbarte, gleichartige. Dies ist die Ursache, weshalb ich es in meinen Studien über die Laubwiesen und Nadelwälder Ålands angezeigt gefunden habe, sämtliche notierten Örtlichkeiten auch für die sog. häufigen Arten mitzuteilen (vgl. die Darstellung 1915, II, S. 173; 1917, S. 615 = 1922 B, S. 118). Hiermit — und ich möchte sagen nur hiermit — wird ein objektives, einigermaßen befriedigendes Material geschaffen.

Die Bedeutung auch für die häufigen Arten mitgeteilter Lokalangaben ist noch kaum anerkannt. Man meint, die Druckkosten müssten ihre Veröffentlichung verbieten; sie könnten in einem Archiv aufbewahrt werden. Es seien in dieser Frage hier einige Worte gestattet.

Erstens ist zu beachten, dass die landläufige Auffassung über manche Art, sie sei häufig, sich als ganz unrichtig erwiesen hat, wenn man sich die Mühe genommen hat, die Sache näher zu untersuchen. Die Vorstellung kann sich aus einem Werk in das andere vererbt haben und dabei in neue Gegenden verpflanzt worden sein, wo sie gar keine Gültigkeit hat. Man hat also Veranlassung, Frequenzangaben mit einem gewissen Misstrauen zu betrachten, wenn sie nicht mit Tatsachen belegt sind. Völlig exakte Angaben sind nicht bloss für *seltene* Arten erforderlich, sondern aus ebenso guten Gründen auch für die *häufigen*, die ja den Grundstock der Vegetation bilden. Ferner: In manchem Fall ist ein Forscher nicht damit zufrieden, zu wissen, dass eine Art häufig ist. Er will wissen, *wo sie sicher zu finden ist, und wo sie sich nicht findet*. Mit einem unzugänglichen Manuskript in einem Archiv ist ihm nicht gedient. — Weiter: Es kann vielleicht zurzeit unnötig erscheinen, die Verbreitung einer gewissen Art im Detail zu kennen. Alle Erfahrung deutet ja aber darauf hin, dass eine künftige Zeit für die Lösung ihrer Probleme ein exakteres und detaillierteres Material verlangt als eine frühere. Diese spätere Zeit wird es vielleicht aus einer oder der anderen Ursache nicht mehr möglich finden, das Material aufzutreiben. In einer Zeit, wo die Zerstörungsarbeit der Kultur so furchtbar über die Natur hingeht, ist es wirklich seltsam, zu finden, dass mancher Naturforscher nicht beachtet, wie wichtig es ist, für die Nachwelt ein Forschungsmaterial zusammenzubringen, das ihr vielleicht sonst unzugänglich bleibt. Der Historiker, der Ethnograph sieht dies klar ein. Seine Forschung hat es ihm im Laufe der Jahrzehnte gelehrt. Es ist für ihn ein Leitstern, wenn er Ereignisse der Gegenwart aufzeichnet, sammelt und kritisch studiert und der Forschung die historischen Dokumente vergangener Zeiten zugänglich macht. Die pflanzengeographische Forschung kann in manchem ihre Arbeitsmethoden von der historischen entlehnen und von ihr lernen.

So offenbar es auch scheint, dass für die Pflanzengeographie die Zeit gekommen ist, um zu einem Detailstudium zu schreiten, wie es auf den vor-

hergehenden Seiten angedeutet worden ist, gibt es doch vorderhand nur verhältnismässig wenig Untersuchungen der angedeuteten Art. Die Zeit scheint noch nicht völlig für die Einschätzung der Bedeutung einer solchen Einzel- forschung reif zu sein. Man darf nicht erwarten, dass die ersten Resultate einer Detailforschung über die einzelne Art, einzelne Pflanzengesellschaften oder kleinere geographische Gebiete besonders überraschende sein werden. Hier wie überall sonst ist viel Arbeit erforderlich, ehe sich die zerstreuten Ergebnisse zu Errungenschaften von allgemeinerer Tragweite verdichten. Es ist aber doch klar, dass die Pflanzengeographie, indem sie zu diesem Detailstudium schreitet, denselben bewährten Weg wandert, den alle weiter entwickelten wissenschaftlichen Disziplinen eingeschlagen haben. Der Systematiker hat sich seit Dezennien mit einem eingehenden Studium der einzelnen Art und des Formenkreises, den sie umspannt, beschäftigt. Der Pflanzenanatom beschränkt sich nicht darauf, die Grundzüge des inneren Baues der verschiedenen Arten zu studieren, er wendet sich den einzelnen Geweben zu, vertieft sich in das Studium der Zelle und ihrer Teile. Der Physiolog hat sich an ein eingehendes Detailstudium der verschiedenen Lebensäusserungen der Pflanze gemacht. Es ist eine Riesenarbeit, vor deren Perspektiven sich die Gedanken verwirren, wenn die Pflanzengeographie darangeht, Probleme von entsprechendem Werte aufzustellen. Doch ist es nicht zu umgehen, sie in das Arbeits- programm aufzunehmen.

Es sei auch beachtet, dass eine solche Detailforschung nur eine Konsequenz des pflanzengeographischen Arbeitsprogramms bildet, wie es von jeher dargelegt worden ist. Dieses stellt ja als einen Ausgangspunkt und eine Grundlage der ganzen Pflanzengeographie die Kenntnis des Vorkommens der einzelnen Arten auf. Einige Zitate aus der führenden Literatur mögen hier Platz finden:

A. DE CANDOLLE (1855, S. 69): »La distribution des espèces à la surface de la terre est la base de presque toutes les considérations de géographie botanique. Si l'on comprend bien pourquoi elles sont contenues dans certaines limites, on peut deviner beaucoup de faits concernant les genres et les familles, car ces groupes ne sont que des associations d'espèces. Ainsi, de même qu'en botanique descriptive on ne peut pas constituer bien les genres sans étudier les espèces, en botanique géographique il faut s'appuyer sur les détails concernant les espèces pour s'élever à des lois plus générales.»

ENGLER (1912, S. 219): »Bei allen pflanzengeographischen Fragen handelt es sich zunächst um die Feststellung des Areals der einzelnen Arten, und eine solche ist um so schwieriger, je weiter eine Art verbreitet ist. — — —»

SCHRÖTER (1913, S. 911): »Die genaue Feststellung des Areals ist die Grundlage jeder pflanzengeschichtlichen Erörterung.»

In den Schlussworten (»Indication de recherches et de perfectionnements propres à avancer la géographie botanique») seiner Géographie botanique richtet sich DE CANDOLLE unter anderem mit folgendem Appell an die »botanistes descripteurs» (S. 1347):

»Des Flores de pays d'une *petite étendue* et d'une *étendue déterminée* seraient très utiles, et, dans l'état actuel des collections, c'est un genre de travail qu'on peut raisonnablement demander. — — —»

S. 1349 heisst es:

»La botanique descriptive exige que les matériaux soient répandus; la botanique géographique demande des Flores locales, complètes. Or, on ne peut répandre les matériaux que par le bon marché, lequel suppose des séjours et non des voyages, et l'on ne peut arriver à des Flores complètes qu'en séjournant. L'agriculture moderne dit aux cultivateurs qui veulent avoir beaucoup de blé: *ayez moins de champs*; je résume de la même manière mes conseils aux voyageurs, en leur disant: *voyagez moins*.»

Der Mangel der pflanzengeographischen Literatur, der oben hervorgehoben worden, ist jedoch sehr erklärlich. Die Pflanzengeographie hat mehr als genug mit der Feststellung der Grundkonturen der Verbreitungsverhältnisse zu tun gehabt. Diese bildet die primäre Grundlage. Weiter gestaltet sich ein Studium mit grösseren Ansprüchen an Exaktheit bei der Feststellung der Verbreitung und Frequenz, auch wo es sich nur um kleinere Gebiete handelt, so ausserordentlich zeitraubend, dass eine solche Forderung kaum anderswo als da motiviert sein wird, wo die geographischen Verhältnisse oder andere günstige Umstände besonders dazu einzuladen scheinen.

Eine Schärenlandschaft (skärgård) als pflanzengeographisches Untersuchungsobjekt.

Zu einem solchen Detailstudium des Charakters der Flora und der Gesetze für die Verbreitung der Pflanzen scheint die åländische Landschaft in der Tat von selbst aufzufordern (vgl. 1917, S. 480 = 1922 B, S. 4). Åland bildet ein vergleichsweise wohlumgrenztes Ganzes für sich. Das Areal gestattet, dass ein Detailstudium von einem einzelnen Botaniker durchgeführt werden kann. Ein recht exaktes Material liegt mithin innerhalb der Grenzen der Möglichkeit. Das Areal ist aber andererseits so bedeutend, dass sich eine Gesetzmässigkeit in der Verbreitung, wo es eine solche gibt, zu erkennen geben muss. Ein ganz kleines Gebiet gewährt in dieser Hinsicht kaum die nötigen Garantien; dem reinen Zufall kann da zu viel Spielraum geboten sein. Der Schärenarchipelcharakter der Landschaft ermöglicht es, die Darstellung der Verbreitungsverhältnisse in grosser Ausdehnung an scharf umgrenzte kleinere Gebiete, Inseln oder Landzungen zu knüpfen. Die Natur ist wechsel-

voll, die Flora in Übereinstimmung damit reich. Der Landschaftscharakter ist allerdings nicht in allen Teilen der Inselwelt derselbe, aber entsprechende Standortstypen und Pflanzengesellschaften sind doch in recht grosser Ausdehnung in allen Teilen des Schärenarchipels vertreten. Dies gilt vor allem von den Pflanzengesellschaften der Laubwiesen und Ufer. Für die Vegetation der süssen Gewässer und der Moore wie auch für die der Nadelwälder gibt es günstige Bedingungen vor allem auf Fasta Åland, in viel geringerem Grad in den Schärenkirchspielen. *Åland dürfte also recht günstige Voraussetzungen zu einem Studium der Gesetze für die Verbreitung und die regelmässige Ausbreitung und Ausbreitungskapazität der Arten bieten in einem Gebiet, wo den Arten irgendwelche scharfen pflanzengeographischen Hindernisse dieser oder jener Natur nicht entgegentreten und ihrer Verteilung nicht in hervortretender Weise ihren Stempel aufdrücken.*

Dass Åland eine Schärenlandschaft ist, schränkt die allgemeine Gültigkeit hier gefundener Gesetze über die Ausbreitung und Verbreitung der Pflanzen in keiner Weise ein. Schon in meinen Laubwiesenstudien wird (1917, S. 481 = 1922 B, S. 4—5) hervorgehoben, wie in dem kontinentalen Finnland die fruchtbaren, einst von üppigerer Vegetation eingenommenen, jetzt aber mehr oder weniger kultivierten Böden erscheinen »wie Inseln eines Schärenarchipels, eingestreut in ein Meer von mehr oder weniger sterilen Wäldern und im allgemeinen mehr oder weniger scharf voneinander geschieden«. Das Gesagte gilt nicht bloss von Finnland. Ähnlich wie mit den fruchtbaren Böden in Finnland verhält es sich mit den meisten extremeren Standortstypen. Sie liegen isoliert, durch andere, für ihre Arten nicht geeignete Böden voneinander geschieden. Gerade so ist es in dem Schärenarchipel; die Verhältnisse erscheinen hier nur mehr ausgemeisselt als im allgemeinen anderswo. — Aber noch mehr: *Für Fennoscandia ist dem Studium eines Schärenarchipels schon darum Bedeutung beizumessen, weil sich das Land als Ganzes allmählich aus dem Meere erhoben hat und daher die meisten seiner Teile das Entwicklungsstadium eines Schärenarchipels durchlaufen haben. Die jetzt herrschende Pflanzendecke, die jetzt herrschenden Verbreitungsverhältnisse sind also zu grösseren oder kleineren Teilen während einer Zeit ausgeformt worden oder haben Spuren aus einer Zeit bewahrt, wo die Wanderung der Pflanzen in einem Schärenarchipel unter mehr oder weniger ähnlichen Verhältnissen geschah wie die, welche heute die Verbreitung auf Åland beeinflussen.*

Ein Schärenarchipel von der Ausdehnung und Abwechslung wie derjenige Finnlands ist sonst nirgends zu finden. Er verpflichtet die Forschung des Landes, wissenschaftlich das aus ihm herauszuholen, wozu er ganz spezifische Voraussetzungen bietet. —

Die wechselvollen Standortsverhältnisse und die Masse von Inseln und Schären machen ein genaues Studium der Flora Ålands zeitraubender, als man geneigt wäre, sich in Anbetracht des recht bescheidenen Landareals vorzustellen. Es zeigte sich daher bald notwendig, die Arbeit auf mehrere vorbereitende Spezialuntersuchungen zu verteilen.¹⁾ Es ist meine Absicht gewesen, diese teils vollendeten, teils noch nicht vollendeten Studien in eine zusammenfassende Übersicht der Flora Ålands mit Rücksicht auf ihre Artenzahl und Artzusammensetzung, auf die Verteilung, Einwanderungszeiten, Einwanderungswege der Arten, auf die Ausbreitungsmittel der Arten u. a. ausmünden zu lassen. Meine Studie »Die Entfernung als pflanzengeographischer Faktor«, 1921 stellt ein vorbereitendes Glied einer solchen Arbeit dar. Da jedoch noch eine Anzahl Jahre vergehen werden, bis ich hoffen darf, diese Vorarbeiten abgeschlossen zu sehen, ist es mir wünschenswert erschienen, jetzt in einer vorläufigen Mitteilung eine präliminäre Übersicht über den Charakter der Flora und die Verbreitungsverhältnisse der Arten zu geben und einige von den pflanzengeographischen Faktoren, deren Einflüsse in dem åländischen Florencharakter zutage treten, zur Diskussion zu stellen. Die Ausführungen gründen sich vor allem auf die Flora der Laubwiesen (1915—1917; 1921), auf die ich hier hinweise, sie werden aber auch andere Formationstypen in Betracht ziehen. —

¹⁾ Im Druck sind erschienen:

Bidrag till kännedom om Ålands vegetation och flora (Beiträge zur Kenntnis der Vegetation und Flora Ålands). I. Taraxaca u. II. Taraxacum-former (Acta Soc. pro F. et Fl. Fenn., 34 (1910), N:o 1 (S. 1—53) u. 5 (S. 1—16)).

Hippophaës rhamnoides auf Åland (Ibid., 36, N:o 3, 1912, S. 1—188).

Studier öfver löfängsområdena på Åland. Ett bidrag till kännedom om vegetationen och floran på torr och på frisk kalkhaltig grund. I. Vegetationen; II. Floran; III. Statistisk undersökning af floran (Studien über die Laubwiesengebiete auf Åland, Ein Beitrag zur Kenntnis der Vegetation und Flora auf trockenem und frischem kalkhaltigen Boden. I. Die Vegetation; II. Die Flora; III. Statistische Untersuchung der Flora). (Ibid. 42, 1915—1917, S. 1—634.) — Der letztgenannte dritte Teil ist deutsch erschienen unter dem Titel:

Über Artenzahl und Areal sowie über die Konstitution der Vegetation. Eine vegetationsstatistische Untersuchung (Übersetzung von des Verfassers: Studier öfver löfängsområdena på Åland. III. Statistisk undersökning af floran, 1917). (Acta Forestalia Fennica, 22, 1922, S. 1—136.)

Die Entfernung als pflanzengeographischer Faktor (Acta Soc. pro F. et Fl. Fenn., 49, N:o 1, 1921, S. 1—113).

Zur Kenntnis des Florencharakters des Nadelwaldes (Acta Forestalia Fennica, 22, 1922, S. 1—115).

Noch nicht abgeschlossen sind Untersuchungen über die weiteren Formationstypen Ålands, zunächst über die der Meeresufer.

Vorliegende Studie teilt eine Reihe Tatsachen über die Zusammensetzung der Flora und die Verbreitung der Arten auf Åland mit und versucht die Ursachen der dargestellten Verhältnisse blosszulegen. Diese Tatsachen müssten eigentlich gegenüber entsprechenden Verhältnissen in vergleichbaren anderen Gegenden abgewogen werden. Erst dann würde ihre wirkliche Bedeutung völlig hervortreten. Leider sind solche vergleichbaren Daten im grossen ganzen nicht zugänglich. Beispielsweise ist es bei der Artenzahl der åländischen Flora schwer, Zahlen zu finden für Gebiete, die in bezug auf Grösse und Standortsverhältnisse einigermassen gleichwertig sind. Schon die Abgrenzung des Begriffs *ursprüngliche* Arten bereitet hierbei Schwierigkeiten, da er sehr relativ ist und selbstverständlich von verschiedenen Autoren verschieden aufgefasst wird. Es ist auch nicht leicht, auf andere, sei es auch recht nahe-liegende Gebiete die Begrenzung eines so relativen Begriffs wie ursprüngliche Art, die man für sein eigenes Gebiet präzisiert hat, auszudehnen.

Ich werde in der vorliegenden Schrift die åländische Flora teils mit Rücksicht auf ihre *Artenzahl*, teils in bezug auf die *Verteilung* und *Frequenz* der Arten betrachten. Bei dieser Betrachtung werden sich mehrere bemerkenswerte Züge des Vegetations- und Florencharakters ergeben, die ohne ein sehr eingehendes Studium des Vorkommens und der Verteilung der Arten recht leicht der Aufmerksamkeit entgangen wären.

Die Artenzahl Ålands ist, wie ich weiter unten zeigen werde, bemerkenswert hoch, so hoch, dass sie an sich als ein sehr bedeutungsvoller Zug in dem åländischen Florencharakter bezeichnet werden muss. Dies gibt mir Veranlassung, in dem jetzt folgenden Kapitel einleitungsweise nachzusehen, was die Pflanzengeographie über die Artenzahl als pflanzengeographischen Charakter zu sagen hat. Diese Darstellung ist nur vorläufiger Art; ich werde in einer späteren Studie auf die Frage zurückkommen.

II.

Die Artenzahl als pflanzengeographischer Charakter.

Welche Bedeutung hat die Pflanzengeographie der blossen Artenzahl beigemessen, und welche Bedeutung kommt ihr etwa als pflanzengeographischer Charakter zu?

A. DE CANDOLLE hat es ganz natürlich nicht versäumt, einem solchen Umstand wie der Artenzahl der verschiedenen Gebiete seine Aufmerksam-

keit zu widmen. Wie in vielen anderen Fällen liefert seine Géographie botanique raisonnée den natürlichen Ausgangspunkt zu einer Diskussion der Frage.

De Candolle leitet sein drittes Buch (*«Géographie botanique, ou considérations sur les divers contrées de la terre au point de vue de la végétation qui les recouvre»*, S. 1163—1333) mit folgenden Worten ein (in Kap. XX, *«Des caractères de végétation»*):

«La végétation d'un pays ou d'un district quelconque offre toujours des caractères plus ou moins importants, plus ou moins distincts. Ils sont nombreux, et peu d'auteurs, en écrivant des Flores ou des descriptions de géographie botanique pensent à les énumérer tous, encore moins à les envisager selon leur degré réel d'importance.

Ces caractères se rapportent aux conditions des classes ou grandes catégories du règne végétal, des familles, des genres et des espèces dans le pays dont on s'occupe; aux analogies et aux différences qui en résultent relativement à d'autres régions; enfin, à l'origine probable des espèces. L'énumération suivante fera comprendre la multiplicité de ces points de vue.»

In den folgenden Erörterungen fesselt das Moment 4 *«Caractères relatifs aux espèces»* (S. 1171):

«La présence d'une espèce dans un pays est toujours en elle-même un caractère; mais le nombre des espèces est si considérable, qu'on ne peut s'attacher à tous les faits de cette nature. Il suffit, en général, de constater:

Les espèces spontanées les plus communes, en insistant sur les arbres et sur les espèces qui dominent dans les stations principales de la région dont on s'occupe;

Les espèces un peu remarquables et caractéristiques, c'est-à-dire plus ou moins abondantes dans le pays, mais de nature à frapper un botaniste et qui n'existent pas dans les pays voisins;

Les espèces cultivées, surtout celles de la grande culture.

On peut rechercher encore le nombre des espèces relativement à la surface, et en particulier celui des espèces *propres* au pays que l'on envisage.

Ces éléments numériques sont bons à constater, mais leur emploi exige de l'attention et des réflexions préalables, dont je vais m'occuper.»

Ich will die Aufmerksamkeit namentlich auf die beiden letzten Absätze des obigen Zitates lenken. Die Artenzahl wird hier als ein pflanzengeographischer Charakter festgestellt.

Nachdem DE CANDOLLE (in Kap. XX, Artikel II, S. 1175—1176) die *«Valeur relative des caractères de végétation»* betrachtet hat (vgl. das Zitat in der vorliegenden Darstellung S. 21), schreitet er dazu, in Kap. XXI—XXIV einige der Charaktere, die das Wesen der Vegetation konstituieren, näher zu untersuchen. Das Kapitel XXIV (*De la variété des formes végétales dans*

divers pays et dans le monde entier) wird mit einer Betrachtung über »Nombre total des espèces dans chaque pays» eingeleitet. Der Eingang zu ihm lautet (S. 1270):

»J'ai montré (p. 1172) à quel degré il serait absurde de comparer, au point de vue du nombre total des espèces, des régions qui ne seraient pas sensiblement égales en surface. Cette circonstance rend les comparaisons difficiles, car, pour les pays hors d'Europe, on possède peu de Flores complètes concernant une étendue bien déterminée. Il ne s'agit pas dans cette question de réunir beaucoup de chiffres, mais de choisir le petit nombre de ceux qui offrent les conditions voulues pour arriver à une conclusion. Je vais donc énumérer divers pays, en les classant d'après leur étendue, et dans chaque subdivision d'après leur latitude.»

Auf S. 1271—1275 finden wir dann eine Tabelle über die Artenzahl in verschiedenen Gebieten abweichenden Arealen. Dieselben sind nach der Grösse in 16 Kategorien gruppiert, von denen die erste das russische Reich und die letzte einige ganz unbedeutende Gebiete (»Sommité du Brocken», Le Jardin du glacier du Talèfre pres Chamounix, Sommité du pic du Midi de Bagnères) enthält. Neben der Zahl der bekannten Arten wird auch die wahrscheinliche Artenzahl angegeben.

Das vorgelegte Material wird von verschiedenen Gesichtspunkten aus erörtert. Wir merken folgende Paragraphen an: § 2 »Variation du nombre des espèces suivant la distance de l'équateur», § 3 »Comparaison des grandes divisions du globe», § 4 »Les îles ont-elles moins d'espèces que les continents à surface égale?» Die Betrachtung wird abgeschlossen mit einem Paragraphen (§ 5) des Inhalts »Sur les causes qui déterminent le nombre des espèces dans un pays», wozu ein folgender (§ 6) »Conjectures sur le nombre total des espèces phanérogames» mitteilt.

Aus § 2 scheint es angebracht, ein ausführliches Zitat (S. 1275) auszuheben:

»Comme le nombre des espèces d'un pays est un résultat combiné de la présence des espèces et de leur extension géographique, la richesse de certaines régions semble d'autant plus grande qu'on envisage des étendues plus considérables.

Ainsi, la France et la Suède ont à peu près la même surface, et il y a trois fois plus d'espèces en France; mais si l'on considère de plus petits espaces, dans les deux pays la proportion devient différente. Dans les environs des villes de France où la végétation est le plus variée, comme Fréjus, Toulon, Marseille, on trouve seulement deux fois plus d'espèces que dans les environs des villes de Suède, comme Upsal, Stockholm ou Gefle; et autour des villes du nord de la France, on ne trouvera pas même deux fois le nombre des espèces croissant autour des villes suédoises. Le Cap, dans son ensemble, est d'une richesse extraordinaire. La partie explorée, dont l'étendue est à peu près celle de l'île de la

Grande-Bretagne, aurait quatre à cinq fois plus d'espèces, d'après ce qu'on peut augurer des faits actuellement connus. Cependant, chacune des vingt subdivisions tracées par MM. Drège et E. Meyer, dans leur opuscule sur l'Afrique australe, ne paraît pas avoir plus de 1000 à 1500 espèces phanérogames (a), quoique leur surface soit à peu près égale à celle du Yorkshire, comté qui renferme un millier d'espèces. Evidemment, la richesse des régions telles que l'Afrique australe, le Brasil et quelques autres, tient surtout à ce que les espèces ont une aire étroite, de sorte qu'en passant d'un district à l'autre, la végétation change presque en entier. Au contraire, la pauvreté des pays du nord et des grands déserts d'Afrique tient surtout à ce que, sur d'immenses étendues, les espèces varient peu. Plus les régions considérées sont petites, plus le nombre des espèces est semblable sous toutes les latitudes, du moins en théorie. Il est vrai qu'en fait, les conditions locales du sol deviennent plus importantes à mesure que l'on considère un espace plus restreint, d'où il résulte communément de grandes différences dans le nombre des espèces quand on envisage, par exemple, une lieue carrée, et surtout une fraction de lieue carrée, un hectare, je suppose.

Laisant de côté ces diversités qui affectent les petites localités et qui tiennent aux stations, il est impossible de méconnaître l'augmentation générale du nombre des espèces, pour une étendue semblable, en marchant des pôles à l'équateur. — — —»

§ 4 studiert die Artenzahl von Inseln, verglichen mit der des Festlands, wobei ihre Grösse und ihre Lage dicht bei oder fern von Kontinenten beachtet werden (S. 1278). »C'est une question controversée de savoir si les îles, et en particulier les îles éloignées des autres terres, ont, ou n'ont pas une quantité d'espèces inférieure à celle des continents de même étendue et situation.» Die Darstellung in diesem Paragraphen ist von grossem Interesse, ebenso in § 5 (Sur les causes qui déterminent le nombre des espèces dans un pays; S. 1283).

Sehr beleuchtend ist Artikel II des Kap. XX (Valeur relative des caractères de végétation). Hier heisst es S. 1175:

»Certains botanistes-géographes paraissent mettre en première ligne les relevés numériques, probablement à cause de la forme précise de cette nature de documents. Je ne saurais partager leur opinion, et cela justement parce que les méthodes exactes me plaisent et que l'exactitude ne consiste pas à préférer toujours les chiffres aux paroles, mais à donner à chaque chose et à chaque point de vue son importance véritable.

Quand il s'agit de comprendre et de dépeindre l'ensemble de la végétation d'un pays, je m'attacherai d'abord aux caractères qui frappent tout le monde et qui forment les grands traits du tableau. Ces caractères peuvent s'exprimer quelquefois par des chiffres: alors on fait très bien d'en profiter; mais ce n'est pas toujours le cas. Les formes ordinaires du langage, si elles expriment des circonstances très importantes, me paraissent préférables à des caractères numériques de second ou de troisième ordre.

La *division générale du sol* en marais, prairies, forêts, terrains salés, terrains cultivés, etc., me semble la chose qui, d'entrée, donne l'aperçu le plus juste de la végétation d'un pays. Ce n'est pas seulement un caractère physique, c'est aussi pour les forêts et les prairies un caractère botanique, et des plus importants. Si le degré de civilisation du pays permet de connaître exactement la proportion de ces grandes stations, on fera très bien de la donner sous forme numérique. Dans ce cas, les chiffres expriment d'une manière exacte et abrégée ce qu'il est essentiel de savoir.

Après cela, je regarderai comme important de connaître les *espèces les plus communes*, dans les stations qui occupent le plus de place, et en particulier les espèces ligneuses sociales, c'est-à-dire celles qui constituent exclusivement des forêts. Dans les pays très cultivés, l'indication des principales espèces agricoles est d'une importance à peu près égale.

Au troisième degré, je placerai l'énumération des *principaux genres*, l'indication des *familles dominantes* et des *familles caractéristiques*, la fréquence ou la rareté de certaines grandes *catégories physiognomiques*, telles que plantes grasses, plantes à feuilles persistantes, plantes annuelles, etc.

Enfin, je mettrai en dernière ligne les caractères qu'un botaniste seul peut découvrir, ou qui résultent seulement d'une investigation complète et de calculs faits sur des livres, comme l'indication d'*espèces rares*, la *proportion des Dicotylédones et Monocotylédones*, le *nombre total des espèces, genres et familles*, celui des *espèces propres au pays*, et le *nombre moyen des espèces par genre et par famille*.

Les *analogies* et les *dissemblances*, relativement à d'autres pays, ont plus ou moins de valeur, suivant qu'elles portent sur l'un ou sur l'autre des caractères, d'importance très diverse, dont je viens de parler. Les similitudes d'espèces, même celles de genres et de familles, sont quelquefois très importantes parce qu'elles font présumer des communications à une époque antérieure ou au moins une ressemblance d'origine et d'histoire géologique entre les pays (chap. XXVI).

Ces réflexions me paraissent propres à diriger dans leurs travaux les auteurs de Flores et les voyageurs qui décrivent les végétations. Elles montrent aux premiers qu'il y a des chiffres bons à calculer et d'autres parfaitement inutiles ou même trompeurs, et aux seconds, que certains faits essentiels ne se voient pas sur le terrain et avec les yeux.»

Es ist nicht ganz leicht, mit einigen Worten die relative Rolle anzugeben, die DE CANDOLLE der blossen Artenzahl als Vegetationscharakter für ein pflanzengeographisches Gebiet zuteilt. Auch darum habe ich es angezeigt gefunden, der obigen Übersicht wesentlich die Form von direkten Zitaten zu geben.

DE CANDOLLE reiht ganz natürlich die Artenzahl unter den Charakteren ein, die das Wesen der Vegetation innerhalb eines pflanzengeographischen Gebiets begründen. Der Raum, den er ihnen gewährt, ist jedoch von recht untergeordneter Bedeutung (vgl. das obige Zitat). Er betont mit Recht, dass ein Vergleich zwischen Gebieten auf der Basis der Artenzahl nur unter Beach-

tung ihrer Grösse erfolgen dürfe, was man oft übersehen hat. Er hebt als bemerkenswerten und offenbar auf früheren geologischen Verhältnissen beruhenden Umstand die bedeutende Artenzahl z. B. der Flora des Kaplands und die bemerkenswerte Artenarmut anderer Gebiete hervor. Er untersucht die relative Artenzahl unter verschiedenen Breitengraden und in verschiedenen Erdteilen — —.

DE CANDOLLES Prüfung der Artenzahl als pflanzengeographischer Charakter hat ganz natürlich nicht so tiefgreifend ausfallen können wie manche andere seiner Forschungen. Das verfügbare Tatsachenmaterial war, wie er selbst hervorhebt (siehe das Zitat S. 11), zu knapp. Ganz besonders tritt hervor, dass DE CANDOLLE nicht in der Lage gewesen ist, *kleinere* pflanzengeographische Gebiete miteinander zu vergleichen, die nahe beieinander liegen und derselben nächstgrösseren Gruppierungseinheit angehören. Doch darf man offenbar vor allem bei einem Vergleich solcher in bezug auf die qualitativen Züge der Vegetation gleichartigen Gebiete und bei der Feststellung ihres pflanzengeographischen Charakters erwarten, in der blossen Artenzahl einen Vegetationscharakter von grösserer Bedeutung und einen sicheren Ausgangspunkt zu dessen Studium zu finden (s. S. 28). Man hat ja hier nicht in erwähnenswertem Grad mit natürlichen Verschiedenheiten der Artenzahl infolge verschiedener Natur der Arten (Bäume, Sträucher, Kräuter, Gräser), mit den verschiedenen Ansprüchen dieser Typen z. B. an den Raum zu rechnen.¹⁾

Nach DE CANDOLLE scheint die absolute Artenzahl nicht in höherem Grade das Interesse der Pflanzengeographen auf sich gelenkt zu haben, wenn man auch beispielsweise solchen extremen Erscheinungen wie der unbedeutenden Artenzahl entlegener ozeanischer Inseln, der ausserordentlich grossen Artenzahl der Flora des Kaplands und ähnlichen bemerkenswerten Tatsachen andauernd seine Aufmerksamkeit geschenkt hat. DE CANDOLLES Géographie

¹⁾ Ein Zitat aus GRISEBACH: Die Vegetation der Erde, II (zweite Auflage, 1884, S. 62) scheint hier von Interesse zu sein: »Die Mannigfaltigkeit der Arten ist im tropischen Asien auf engeren Räumen selten so bedeutend, wie man aus ihrer Mischung in weiten Wohngebieten und aus dem Reichtum der ganzen Flora schliessen möchte. Allein dies scheint ein allgemeiner Unterschied der tropischen von den pflanzenreicheren Gegenden der gemässigten Zonen zu sein und mit der überwiegenden Anzahl der Holzgewächse in Verbindung zu stehen, deren Raumbedürfniss doch zu gross ist, als dass es durch den gemischten Baumschlag und durch die mannigfaltigeren Epiphyten ausgeglichen würde.»

botanique raisonnée hat in dieser wie in so vielen anderen Hinsichten in bemerkenswertem Grad bis zum heutigen Tage ihr Interesse bewahrt. Viel Neues ist bis in die letzte Zeit kaum hinzugekommen. Teils ist die floristische Disziplin unter den Pflanzengeographen in dem Masse zurückgetreten, wie andere Disziplinen, beispielsweise die ökologische, an Bedeutung gewonnen und Fortschritte gemacht haben, teils haben andere Fragen die Aufmerksamkeit der floristischen Pflanzengeographie mit Beschlag belegt. Für ein fruchtbareres theoretisches Studium der Artenzahl als pflanzengeographischer Charakter lässt das zugängliche Tatsachenmaterial daher immer noch sehr viel zu wünschen übrig.

Das Gesagte darf selbstverständlich nicht so aufgefasst werden, als ob die floristischen und pflanzengeographischen Arbeiten im allgemeinen die Artenzahl der betreffenden Gebiete nicht erwähnten, derselben keinerlei Aufmerksamkeit gewidmet hätten. Ich habe vor Augen, dass der Artenzahl an sich keine nennenswerte entscheidendere Bedeutung als Charakterzug der Vegetation zuerkannt worden ist. Man hat die Frage der Artenzahl nicht als selbstständiges pflanzengeographisches Problem aufgestellt. Daher ist für die Lösung des Problems auch nicht zielbewusst Material gesammelt und gesichtet worden. Der qualitative Charakter der Vegetation, die Zahl der endemischen Arten u. a. haben ganz natürlich überwiegend das Interesse an sich gefesselt. Hierin findet vielleicht auch teilweise das bemerkenswerte Verhalten seine Erklärung, dass man sich bis zur letzten Zeit im grossen ganzen nicht veranlasst gesehen hat, etwa wirklich exakt zu ermitteln, welche Arten eines Gebietes faktisch *ursprünglich* sind. So ist es immer noch sehr schwierig, befriedigende Angaben über die exakte Anzahl wirklich ursprünglicher Arten der verschiedenen Gebiete zu finden, und doch dreht sich die pflanzengeographische Besprechung vor allem um diese ursprünglichen Arten, wenn der pflanzengeographische Charakter eines Gebietes im Verhältnis zu anderen präzisiert werden soll.

Es würde zu weit führen, den Mangel, der hier nachgewiesen worden ist, durch Belege aus den einzelnen floristischen und pflanzengeographischen Arbeiten zu beleuchten. Ich begnüge mich damit, auf das Zeugnis der modernen zusammenfassenden pflanzengeographischen Werke hinzuweisen. Die Artenzahl als Problem der Forschung ist in ihnen nicht beachtet.

Ein bedeutungsvoller Beitrag zur pflanzengeographischen Diskussion ist hier aber doch zu beachten. Ich meine denjenigen von PAUL JACCARD in verschiedenen Arbeiten über die Vegetation der Alpen und ihrer Nachbargebiete:

In »Lois de distribution florale dans la zone alpine«, 1902 wird S. 71 betont:

»Pour déterminer exactement le caractère d'une association et pour pouvoir apprécier ses modifications, il faut tenir compte: 1:o de sa *richesse florale*, c'est-à-dire du nombre des espèces de l'association, abstraction faite du nom de ces espèces; 2:o de sa *composition florale*, c'est-à-dire de la liste des espèces qui la constituent, envisagées, non plus numériquement, mais au point de vue de la systématique; 3:o du *coefficient générique*, c'est-à-dire du rapport du nombre des espèces au nombre des genres.»

Dasselbe wird ferner festgestellt in »Nouvelles recherches sur la distribution florale«, 1908, S. 264.

Was in den Punkten 1 und 2 des obigen Zitates ausgesprochen worden ist, wird in der ersten der hier genannten Schriften noch folgendermassen hervorgehoben (S. 75; s. auch S. 86):

»Ceci posé, il importe, pour éviter toute équivoque, de bien distinguer dans la distribution florale d'un territoire donné la *diversité numérique des espèces* de leur *diversité systématique*. — Tandis que la seconde est incontestablement influencée par les sources et les moyens d'immigration (que par abréviation nous pouvons appeler le *facteur d'immigration*), la première, c'est-à-dire la *diversité numérique* des espèces, semble dépendre presque exclusivement des conditions oecologiques de la région considérée, soit du *facteur station*. C'est cela seulement qu'exprime notre première loi: *La richesse florale d'une contrée est directement proportionnelle à la diversité de ses conditions oecologiques.*»

JACCARD berücksichtigt auch den Einfluss des Areals auf die Artenzahl. Am kennzeichnendsten scheint für seine diesbezügliche Auffassung die folgende Äusserung unter »8. La richesse florale fonction de l'étendue« (in der oben genannten Schrift von 1902, S. 89; s. auch S. 98) zu sein:

»Comme nous l'avons constaté déjà pour les prairies des Alpes et surtout pour celles du Jura, une des premières conditions de diversité florale consiste dans l'*étendue* du territoire envisagé. Non pas que nous admettions une proportionnalité rigoureuse entre la richesse florale d'une contrée et son étendue, puisqu'il est surabondamment établi que deux territoires d'égale superficie, situés sous la même latitude, peuvent avoir une richesse florale fort inégale. — Ce que nous voulons dire, c'est que dans la contrée la plus uniforme en apparence au point de vue oecologique, alors même qu'elle constitue une station unique, la richesse florale s'accroît avec la superficie que l'on considère de telle sorte que 200 m² de cette station possèdent plus d'espèces que 100 m².»

Man sehe hierzu auch meine Darstellung S. 32 ff. sowie das Zitat S. 42 (aus JACCARD 1908, S. 232), verglichen mit den auf derselben Seite vorgehenden Auszügen und den Zitaten S. 90.

Dass die Artenzahl seit DE CANDOLLE und bis in die neueste Zeit nicht Gegenstand nennenswerterer direkter Untersuchungen geworden ist, ist im grossen ganzen recht erklärlich. Die *Zahl* der Arten ist ein Charakter, der

gegenüber ihrer *qualitativen* Natur leicht zurücktritt. Sie ist ferner ein Charakter, der sich für die einzelnen Fälle nicht so leicht feststellen lässt. Es seien folgende Schwierigkeiten hervorgehoben:

Schon die Begrenzung der systematischen Formen, hier zunächst der Art, ist häufig schwebend. Schwierigkeiten bereiten unter anderem die kritischen Gattungen, z. B. bei uns im Norden *Hieracium* und *Taraxacum*. Sollen die Arten dieser Gattungen mitgerechnet werden? Im allgemeinen werden sie bei der Summierung der Arten eines Gebietes ausgeschlossen oder auf eine geringe Zahl kollektiver Arten verteilt. Das letztere lässt den Weg zu mancherlei Willkür und divergierenden Auffassungen über die geeignete Einteilung offen, die jeder Hieraciolog zur Genüge kennt. Das erstere bedeutet eine Reduktion der wirklichen Artenzahl, die kaum zu rechtfertigen ist, wenn beispielsweise ein Vergleich mit einem Gebiet angestellt wird, in dem die Gattung *Rubus* oder eine andere polymorphe Gattung (wenn auch nicht so vielförmig wie *Hieracium*) mit einem grossen Formenreichtum auftritt. Das selbe gilt von einem Vergleich mit dem Kapland oder Westaustralien, wo eine ganze Reihe von Gattungen mit einer Mannigfaltigkeit von Arten auftritt, die einander sehr nahe stehen. Eine Einbeziehung der vielen Arten unter *Hieracium* kann vielleicht ebenso gerechtfertigt sein wie die Aufnahme der vielen *Acacia*-Formen für Australien. Das Vorkommen der vielen Formen einer polymorphen Gattung stellt ja übrigens immer einen bemerkenswerten Zug in der pflanzengeographischen Natur eines Gebietes dar.¹⁾ — Die Hauptschwierigkeit liegt jedoch darin, dass es schon bei kleineren Gebieten so ausserordentlich zeitraubend ist, eine solche Kenntnis der Flora zu erzielen, dass ihre Artenzahl (zunächst die Zahl der ursprünglichen Arten) als mit der nötigen Exaktheit festgestellt angesehen werden kann. Eine befriedigende Kenntnis des qualitativen Charakters der Flora ist ja stets viel leichter zu erreichen.

Dass die Artenzahl als Vegetationscharakter vernachlässigt worden ist, beruht jedoch vielleicht in erster Linie darauf, dass es sehr schwer ist, Gebiete zu finden, die füglich in bezug auf die Artenzahl als annähernd miteinander vergleichbar gelten können, und danach einen wahrscheinlichen Erklärungsgrund für den verschiedenen Artenreichtum ausfindig zu machen. Es scheint ganz natürlich, dass man beim Vergleich der Artenzahl in verschiede-

¹⁾ Die Schwierigkeit, die hier hervorgehoben worden ist, fällt offenbar meistens weg, wenn ein Vergleich zwischen nahe beieinander gelegenen Gebieten angestellt wird, wo die Elemente der Vegetation ihren Grundzügen nach dieselben sind, und zwar also auch mit Rücksicht auf die kritischen und formenreichen Artengruppen.

nen Gebieten von gleich grossen Arealen ausgehen muss. Wenn die Artenzahl auf diesen gleich grossen Arealeⁿ verschieden gross ist, beruht dies wohl auf vielen zusammenwirkenden Umständen. Hier sind die Standortsverhältnisse von Einfluss; so wie sich die Vegetation auf der Erde gestaltet hat, bringt ja im allgemeinen eine grössere Anzahl verschiedener Standortstypen innerhalb eines Gebietes grössere Voraussetzungen für eine artenreiche Flora mit sich als eine kleinere Zahl. Ein wärmeres Klima bietet im allgemeinen Vorbedingungen zu einer artenreicheren Flora als ein kälteres. Ausser diesen und anderen Faktoren von klimatischer oder topographischer Natur wirkt auf die Artenzahl die Natur der Pflanzen selbst ein, u. a. ihre Grösse (beispielsweise Bäume, Sträucher, Kräuter) und ihre Ausbreitungsbedingungen. Ferner sind geologische und geographische Verhältnisse (z. B. die Entfernung von anderen Gebieten in der Gegenwart und in früheren Zeiten) von Einfluss. Für alle diese verschiedenartigen Verhältnisse stellt ohne Zweifel die *Zahl* der Arten ebenso gut wie ihre *qualitative* Natur einen Exponenten dar. Wenn man z. B. erfährt, dass Italien ca. 4000 Arten und das ungefähr gleich grosse Neuseeland nicht ein Drittel davon zählt, dann erhebt sich die Frage, worauf eine solche auffällige Differenz beruht. — Will man den Einfluss der verschiedenen Umstände auf die Artenzahl kennen lernen, so zeigt es sich notwendig, dieselben je für sich zu betrachten. Es gilt also, Fälle zu wählen, wo die Verhältnisse in den meisten Hinsichten ähnliche sind, wo aber irgendeine frappante Verschiedenheit besteht. Man stelle also innerhalb desselben klimatischen Gebietes beispielsweise einen Vergleich zwischen Gebieten mit verschiedenen Standortsverhältnissen an (in Finnland z. B. zwischen dem ebenen österbottischen Küstenland und dem kuperten Binnenland). Die Einflüsse dieser auf die Artenzahl haben dabei Aussicht, zutage zu treten. Wählt man die Gebiete so, dass auch die Standortsverhältnisse möglichst ähnliche sind, so können andere Einflüsse, z. B. der verschiedenen Entfernung von einem Ausbreitungszentrum, der des verschiedenen geologischen Alters und anderer Umstände ersichtlich werden. Die grosse Schwierigkeit wird stets sein, Gebiete zu finden, wo so viele pflanzengeographische Faktoren ungefähr ähnlich wirken würden, dass der Faktor, den man untersuchen will, Aussicht hätte, klar hervorzutreten.

Das Arbeiten mit der Artenzahl als pflanzengeographischem Charakter wird ganz sicher immer Schwierigkeiten bieten. *Dass die Artenzahl einen wesentlichen Zug in dem pflanzengeographischen Charakter eines Gebietes bezeichnet, ist jedoch offenbar. Sie stellt dazu ersichtlich einen sehr empfindlichen Exponenten für manche pflanzengeographischen Verhältnisse dar und muss also möglichst exakt ermittelt werden, auch wo es schwierig scheint, sie zurzeit mit*

Hinsicht auf ihre Ursachen näher zu beleuchten. Den grössten Wert als Tatsache erhält sie offenbar bei pflanzengeographischen Vergleichen zwischen Gebieten, die innerhalb derselben klimatischen Regionen und nicht allzu weit voneinander entfernt liegen (vgl. S. 23). Wir denken uns beispielsweise folgenden Fall. Zwei Gebiete liegen nahe beieinander, innerhalb desselben pflanzengeographischen Gebiets der nächst höheren Gruppierungseinheit (beispielsweise die Kirchspiele Lemland und Brändö auf Åland; vgl. unten S. 29). Qualitativ tritt eine Verschiedenheit zwischen ihnen im *Vorhandensein* oder *Fehlen* einzelner bemerkenswerterer Arten vergleichsweise wenig hervor. Aber die Artenzahl lässt sich höchst bedeutend verschieden denken infolge verschiedenen geologischen Alters der Landgebiete, infolge mehr oder weniger günstiger Lage für die Besäung (siehe die Darstellung des Verf. S. 57 über die Entfernung und die Exposition für die Bewachsung als pflanzengeographische Faktoren) und anderer Umstände. Hier wird die Artenzahl als solche die wesentliche Verschiedenheit in dem pflanzengeographischen Charakter der Gebiete bezeichnen. Die verschiedene Artenzahl, die bei einer Untersuchung der Grundzüge der Vegetation möglicherweise ganz der Aufmerksamkeit entgangen ist, gibt vielleicht einen Hinweis auf das relative Alter der Vegetation, ihre Einwanderungswege usw.

Die Artenzahl als pflanzengeographischer Charakter und ihre Bedeutung als pflanzengeographisches Problem sind von der Forschung offenbar mit Unrecht übersehen worden. Es ergibt sich also als eine Aufgabe der Pflanzengeographie, die Frage nach diesem Charakter auf die Tagesordnung zu bringen.

Ich gestatte mir, zur Stütze des oben Gesagten noch auf meine Studie »Die Entfernung als pflanzengeographischer Faktor«, 1921, hinzuweisen.

Diese Studie liefert (S. 56—74) eine pflanzengeographische Einteilung Ålands. Als Ausgangspunkt einer solchen Einteilung kann schwerlich die Verteilung einiger einzelnen bemerkenswerten Arten innerhalb der Landschaft, ebenso wenig die einiger natürlichen Artengruppen benutzt werden (a. a. O., S. 57, 70). *Qualitativ* ist der Charakter der Flora in den verschiedenen Teilen der Landschaft recht übereinstimmend. Aber die *Artenzahl* zeigt eine sukzessive und auffällige Abnahme nach Osten hin. Dieser Umstand, den ich dem nach Osten zunehmenden Abstand von einem Ausbreitungszentrum in Schweden zugeschrieben habe (vgl. S. 97 der vorliegenden Studie), gibt uns eine Basis für eine pflanzengeographische Einteilung Ålands. Hier erscheint die Artenzahl als ein pflanzengeographischer Faktor von entscheidender Bedeutung. Die folgenden Resultate meiner Studie mögen für

sich sprechen: Auf Åland können folgende im Norden und Süden verlaufende Grenzlinien gezogen werden: 1. Die erste (westlichste) geht über Ödkarbyviken, Färjsundet, Lumparen und Föglö-Föhrde (Föglö-fjärd). Sie trennt westwärts das »Westliche Åland« mit 320 Arten in der *Laubwiesenvegetation* von sämtlichen 324. Die Artenzahl für die einzelnen Kirchspiele beträgt 280—299¹⁾ (Lemland 299, Jomala 299, Hammarland 281, Eckerö 280, Geta 292, Finström 287). — 2. Die folgende Linie geht über Boxö-, Simskåla- und Vargata-Föhrde, durch den Ängessund (zwischen Lumparland und Vårdö), über Delet (zwischen Föglö und Sottunga) und die Kökar-Föhrde. Sie scheidet westwärts die Kirchspiele Saltvik und Sund sowie Föglö ab. Die Artenzahl dieser Kirchspiele schwankt zwischen 261 und 269 (Saltvik 269, Sund 261, Föglö 262). — 3. Eine dritte Linie über Delet trennt westwärts Sottunga und Vårdö, beide mit 234 Arten, von Kumlinge mit 213 Arten. 4. Eine vierte Linie über das Lappvesi scheidet westwärts Kumlinge von Brändö. Die Laubwiesenvegetation des letzteren Kirchspiels zählt 200 Arten. — Um das extremste Beispiel für die Verschiedenheit in der Artenzahl als pflanzengeographischem Charakter zu wählen, vergleichen wir das am weitesten im Osten gelegene Brändö mit irgendeinem der Kirchspiele des »Westlichen Åland«, z. B. Lemland (es kommt hier nur dessen westl. Schärenarchipel nebst der Westküste in Frage). Das Areal des Kirchspiels Brändö ist viel grösser als dasjenige von Lemland; seine Ausdehnung in Nord und Süd, Ost und West ist grösser. Es ist dazu vielleicht das laubwiesenreichste Kirchspiel Ålands, auch das gesamte Laubwiesenareal ist also grösser als in Lemland. An vielen Stellen herrscht eine sehr üppige Vegetation. Man könnte also a priori eine sehr artenreiche Flora erwarten. Das Verhalten ist indes ein ganz anderes. Die Artenzahl von Brändö ist nur 200 gegen 299 für Lemland. Um die Bedeutung dieser pflanzengeographischen Verschiedenheit voll hervortreten zu lassen, sei erwähnt, dass in Lemland schon recht unbedeutende Inselchen (1917, S. 493, 501 = 1922 B, S. 15, 21) 200 Arten und darüber zählen (Slätholm 203, Granholm 202, Idholm 202; ihre grösste Ausdehnung ist ca. 900, 600 bzw. 250 m), also ebenso viel wie das ganze Kirchspiel Brändö. Nätö, wo das Areal der Laubwiesenvegetation ca. 1500 × 700 m beträgt, zählt allein 256 Arten, also mehr als die Kirchspiele Brändö, Kumlinge, Vårdö, Sottunga, Kökar und fast ebenso viel wie

¹⁾ Hervorgehoben sei, dass einige der unten mitgeteilten Zahlen durch erneute Untersuchungen etwas erhöht worden sind; dies gilt zunächst von Sund, dem im N und S stark ausgezogenen Vårdö sowie von Kumlinge und Brändö. Indessen bewirken diese erneuten Untersuchungen keine Verschiebung der Beziehungen der Kirchspiele zueinander, wie sie sich in den unten folgenden Zahlen darstellen (vgl. S. 98).

Sund und das umfangreiche Kirchspiel Föglö. Es verdient erwähnt zu werden, dass das üppige Ingersholm in Kumlinge, dessen Laubwiesengebiete in bezug auf Areal und Standortverhältnisse gut denen von Länland: Nätö entsprechen, nur 180 Arten zählt und dass das üppige und abwechslungsreiche Söderholm, das zu dem Kirchdorf Brändö gehört, nur 157 Arten aufweist, obwohl es Slätholm und Granholm in Länland in seinem Areal bedeutend voransteht und ihnen in seinen Standortverhältnissen gut entspricht.

Ich erlaube mir, hier ein paar Auszüge aus meiner obenerwähnten Studie (1921) einzurücken:

»Wir haben oben, wie uns scheint, eine Basis für eine pflanzengeographische Einteilung Ålands gefunden. *Dieselbe beruht weniger in dem blossen Vorkommen oder Fehlen einer grösseren oder geringeren Anzahl bemerkenswerter Arten in den betreffenden Gebieten als vielmehr vor allem in einer nach Osten hin erfolgenden sukzessiven Reduktion der Artenzahl selbst.* Die Bedeutung der Artenzahl als pflanzengeographisches Merkmal tritt damit stark hervor (vgl. S. 55). Der Grund zu der Reduktion der Artenzahl, also der pflanzengeographisch ausschlaggebende Faktor, durch den die pflanzengeographische Einteilung der Landschaft bedingt ist, liegt, wie sich gezeigt hat, in dem nach Osten hin zunehmenden Abstand von einem im Westen (in Schweden) liegenden Verbreitungszentrum, welcher die Aussichten für die Elemente der Vegetation, bei der Verbreitung mitzukommen, sukzessiv vermindert hat» (S. 70—71).

»Die Feststellung der Zahl der Arten eines pflanzengeographischen Gebietes, auch ganz unbedeutender, sowohl absolut als vielleicht ganz besonders im Verhältnis zu den benachbarten Gebieten, bedeutet daher im Hinblick auf das Gesagte die Präzisierung eines sehr wesentlichen Zuges seines Charakters» (S. 55).

Es sei hier ausdrücklich hervorgehoben, dass diese von Westen nach Osten abnehmende Artenzahl, die der pflanzengeographischen Einteilung von Åland zugrunde gelegt worden ist und die einen sichtlich sehr stark und allgemein wirkenden pflanzengeographischen Faktor widerspiegelt, in dem allgemeinen Charakter der Vegetation und Flora nur dem an die åländische Vegetation gewöhnten Auge in einer etwas weniger bunten Farbenpracht auf den Hügelwiesen entgegentritt, die jedoch ihren Grund in rein qualitativen Verhältnissen haben könnte (vgl. 1915, S. 35). Sie stellt also ein Merkmal der åländischen Vegetation dar, das sich erst bei einer sehr genauen Untersuchung offenbart und das wahrscheinlich der Aufmerksamkeit entgangen wäre, wenn die Studien in der åländischen Pflanzenwelt nicht auf eine Detailkenntnis derselben eingestellt gewesen wären. Dieses Verhalten lässt erkennen, wie leicht die Artenzahl als Charakter sich der Aufmerksamkeit entzieht. Es enthält zugleich die Mahnung, ein Material zusammenzustellen, das sich zur Basis für das Studium der Artenzahl als Vegetationscharakter eignet.

Ich erlaube mir noch, auf meine Studien über die Laubwiesengebiete auf Åland, 1915—1917, hinzuweisen.

Das Detailstudium der einzelnen Laubwiesengebiete hat, wie S. 34 eingehender berührt wird, eine nahe übereinstimmende Artenzahl für Gebiete von derselben Grösse und gleichartigem Vegetationscharakter innerhalb desselben geographischen Distrikts offenbart (1917, S. 509 = 1922 B, S. 28). Mit zunehmender Grösse steigt die Artenzahl in einer gewissen konstanten Progression. Ein åländisches Laubwiesengebiet ist selten von der Grösse, dass es die überwiegende Mehrheit der 324 Arten der Laubwiesenvegetation einschliesst. (Selten übersteigt die grösste Ausdehnung eines Laubwiesengebiets ein paar km; die grosse Mehrzahl der Laubwieseninseln und Landzungen ist erheblich kleiner (s. 1917, S. 486—497 = 1922 B, S. 10—18)). Ebenso verhält es sich mit den einzelnen Standorten und ihren Arten. Ich konnte so feststellen (1917, S. 618 = 1922 B, S. 121), dass eine gewisse *minimale Fläche* (*»minimiya»* = Mindestfläche) erforderlich ist, damit die Arten eines gewissen Formationstypus im wesentlichen alle Fuss fassen können (vgl. S. 38 der vorliegenden Studie). Da diese Mindestfläche überhaupt nicht zur Verfügung steht, ist die Folge ein heftiger Kampf um den Raum zwischen den disponiblen Arten. Bei diesem Kampf wird der *Zufall* eine sehr grosse Rolle spielen, begünstigend oder hemmend. Das Fehlen einer Art in einem Gebiet braucht mithin nicht die Folge mangelnder Bedingungen für ihr Vorkommen zu sein. *Der qualitative Florencharakter ist hier also nicht allein ein Exponent für die pflanzengeographische Natur eines Gebiets. Die Artenzahl spielt neben ihm eine hervorragende Rolle im Charakter der Pflanzendecke.*

Ich bin der Ansicht, dass das, was durch das Detailstudium der Laubwiesen konstatiert worden ist — also u. a. die *abnehmende Artenzahl* ostwärts auf Åland, die *erforderliche Mindestfläche*, die *enge Beziehung zwischen Fläche und Artenzahl* in derselben Gegend und die daraus resultierenden pflanzengeographischen Verhältnisse — die Bedeutung der Artenzahl als pflanzengeographischer Charakter klar zutage treten lässt.

Auch die bemerkenswert hohe Artenzahl, die in dieser Studie für Åland konstatiert worden ist, stellt die Bedeutung der Artenzahl als pflanzengeographischer Charakter fest.

Ich glaube in Anbetracht des Gesagten auch recht gehabt zu haben, als ich es 1917 in meinen Laubwiesenstudien angängig fand, als ein künftiges Arbeitsprogramm die Aufgabe zu stellen, für verschiedene Formations- und Standortstypen das *Verhältnis zwischen Artenzahl und Areal* zu ermitteln (s. die Darstellung in vorliegender Studie S. 37).

Es sei mir erlaubt, aus der erwähnten Schrift folgende Auszüge herzusetzen (1917, S. 627 = 1922 B, S. 129):

»Konsequentermassen folgt aus dem in der vorliegenden Studie ausgesprochenen Satz über das Verhältnis zwischen Areal und Artenzahl, dass man beim Studium von Formations- und Standortstypen als einen bedeutsamen Teil des Formations- bzw. Standortcharakters nicht nur deren blosse Artzusammensetzung, sondern auch die sie kennzeichnende Artenzahl berücksichtigen muss. Dies ist für die åländische Laubvegetation in Teil I dieser Abhandlung geschehen durch meine Versuche, sowohl für die Formationsgruppe als Ganzes (S. 47) als für deren verschiedene Typen (S. 59—63, 68, 72, 79, 86, 95) die sie kennzeichnende Artenzahl genau festzustellen. Eine weitere Konsequenz ist es noch, für jeden Standorts- bzw. Formationstypus die Artenzahl festzustellen, die für den einzelnen Standort, d. h. für kleinere homogene Gebiete (S. 104), charakteristisch ist. Offenbar hat man nämlich allen Anlass zu erwarten, dass sich diese Zahl für den einzelnen Typus bei Arealen desselben Flächenraums recht konstant zeigen wird. Einem Detailstudium der verschiedenen Formations- und Standortstypen wird es obliegen, zu ermitteln, wie gross diese Probeflächen zu wählen sind, damit die gefundenen Artensummen den wirklichen Charakter der Formation in der hier berührten Hinsicht am besten widerspiegeln können. Ganz sicher wird nämlich dieser Charakter einer einzelnen Formation oder eines einzelnen Standorts nicht nur von dem Artcharakter der Elemente geschaffen, die ihn zusammensetzen, sondern in ebenso hohem oder vielleicht höherem Grade gerade von der grösseren oder geringeren Mannigfaltigkeit der Arten, die ihn konstituieren. Schon der Laie sieht ja ganz unbewusst, ohne jede Analyse, die Verschiedenheit, die in der allgemeinen Natur der Pflanzendecke durch die grössere oder geringere Anzahl der Elemente, die dieselbe konstituieren, bedingt wird. Auf S. 105 habe ich auch den Gedanken ausgesprochen, dass es ganz sicher zum erheblichen Teil gerade dieser grössere oder geringere Mannigfaltigkeitsgrad der Pflanzendecke — nicht nur das Vorhandensein oder Fehlen einzelner anspruchsvollerer Arten — gewesen ist, der den Ansiedler bei der Aufsuchung der zum Aufbau tauglichsten Böden geleitet hat. Im grossen ganzen steht wohl nämlich die Artenzahl innerhalb untereinander vergleichbarer Typen offenbar im direkten Verhältnis zum Nährstoffwert des Bodens (vgl. S. 105).»

Zur Frage von Artenzahl und Areal.¹⁾

Nachdem die obige Darstellung niedergeschrieben war, ist es mir angebracht erschienen, folgenden präliminären Zusatz über die Frage des Areales und der Artenzahl zu machen, die ich einer besonderen Behandlung zu unterwerfen beabsichtigt habe und weiter beabsichtige.

Es ist ziemlich selbstverständlich und ist jedenfalls schon von DE CANDOLLE betont worden (siehe die Zitate S. 19, 20, 21), dass ein Vergleich zwischen zwei Gebieten in bezug auf deren Artenzahl mit Beachtung ihrer Grösse

¹⁾ Zusatz während des Druckes.

vorgenommen werden muss.¹⁾ Weist ein gewisses grösseres geographisches Gebiet unter Bedingungen, die ungefähr gleichartig erscheinen, mehr Arten auf als ein gewisses anderes, kleineres Gebiet, so dünkt uns dies recht natürlich. Die Erfahrung zeigt jedoch bekanntlich, dass das Verhalten auch das umgekehrte sein kann. Haben wir innerhalb eines gewissen, in allen seinen Teilen von gleichartiger Vegetation eingenommenen Gebietes auf einer kreisrunden Fläche mit einem Radius von gewisser Länge eine gewisse Anzahl Arten aufgezeichnet, so dürfte es uns ebenso kaum wundern, wenn diese Anzahl steigt, wenn die Länge des Radius zunimmt. Desgleichen wird es uns kaum wundern, wenn wir innerhalb des betreffenden Gebietes mehr (es bleibe ungesagt, wie viel mehr) Arten auf einer Fläche von beispielsweise 200 m² als auf einer anderen Fläche von 100 m² finden. Dies scheint mir der Sinn von JACCARDS schon S. 25 zitierter Äusserung in der Frage des Areal und der Artenzahl zu sein.²⁾ Direkte Untersuchungen zu dem Zweck, dieses

1) »J'ai montré (p. 1172) à quel degré il serait absurde de comparer, au point de vue du nombre total des espèces, des régions, qui ne seraient pas sensiblement égales en surface. — — » (aus dem Zitat S. 20).

2) Bei der Abfassung meiner Laubwiesenstudien von 1915—1917, zu denen das Material mit den in vorliegender Abhandlung S. 9—18 dargestellten führenden Gesichtspunkten vor Augen seit den ersten Jahren dieses Jahrhunderts eingesammelt worden ist, waren mir die Arbeiten PAUL JACCARDS unbekannt, wie sie es überhaupt in den nordischen Ländern gewesen zu sein scheinen. Die gerade damals erschienenen ersten Hefte der dritten Auflage von WARMINGS Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie, in denen man mit Recht eine Zusammenfassung des damals vorhandenen Wissens auf dem Gebiet der ökologischen Pflanzengeographie erwarten konnte, berücksichtigen nicht die Gesetze, die JACCARD an den Tag gebracht hat. Ferner sei hinzugefügt: Der dritte Teil, meiner obengenannten Studien wurde Ende 1916 in Druck gegeben. Es schien mir angebracht, die Veröffentlichung der Arbeit zu beschleunigen, weil sich die Zukunft äusserst drohend darstellte. Unter diesen Umständen wurde in diesem dritten Teil nur ein Teil der Resultate vorgelegt, zu denen die Studien in dem åländischen Schärenarchipel geführt hatten. Dieser Teil enthält also keinen Hinweis auf die Literatur und gründet sich ausschliesslich auf eigene Erfahrungen. Meine Arbeit war indessen mit dem vorgelegten dritten Teil nicht abgeschlossen, sondern es sollte ein vierter folgen. Es war meine Absicht (III, S. 632—633 = 1922 B, S. 134), in diesem Teil einerseits verschiedene Fragen von mehr prinzipieller und allgemeiner Bedeutung, zu denen mich meine Studien geführt hatten, zu erörtern, andererseits eine Übersicht und eine Durchmusterung der pflanzengeographischen Literatur zu geben in dem Teil, welcher Berührungs- und Anknüpfungspunkte mit den Fragen hat, die in meiner Studie vorgelegt wurden, sowie eine Wertung der in Skandinavien und Finnland bei Standorts- und Formationsstudien befolgten Arbeitsmethoden zu versuchen,

Verhalten näher festzustellen, sind meines Wissens weder von JACCARD noch von jemand vor ihm ausgeführt worden.

Wenn ich als Resultat meiner Studien für die åländischen Laubwiesengebiete (1915—1917) eine *bestimmte* und recht *konstante* Beziehung zwischen Areal und Artenzahl nachgewiesen habe, gründet sich dies auf eine Beobachtung von wesentlich anderer und, wie es scheint, *umfassenderer* Bedeutung. Mein Resultat scheint daher auch pflanzengeographisch eine tiefere Tragweite zu besitzen.

Ich habe bei den angedeuteten Studien genau die Flora in 30 verschiedenen von sog. Laubwiesenvegetation eingenommenen »Spezialgebieten« der åländischen Inselwelt, die in 4 verschiedenen geographischen »Distrikten« liegen, erforscht. Die äussersten der Inseln liegen ca. 90 km voneinander entfernt; innerhalb der einzelnen Distrikte schwanken die gegenseitigen Entfernungen zwischen einigen Steinwürfen und 25 km. Die Gebiete sind von verschiedener Grösse, indem ihre grösste Ausdehnung zwischen 250 und 2000 m variiert. — Was ich unter dem Namen Laubwiesenvegetation zusammengefasst habe, schliesst eine ganze Anzahl Pflanzengesellschaften von geschlossenen Hainen bis zu den Gesellschaften der offenen Wiesen und Hügelwiesen (ängsbackar) sowie der Hügel- und Felsbuckel (back- o. bergknallar) ein, die sich jedoch sämtlich zu einem natürlich begrenzten Ganzen vereinigen (1915, S. 31, 38). Die Vegetation enthält sowohl Bäume und Sträucher als Kräuter und Gräser. Unter diesen Umständen ist es ziemlich klar, dass zwischen einer so grossen Anzahl verschiedener Gebiete keine *vollständige* Übereinstimmung in bezug auf die ökologischen Verhältnisse und die Beschaffenheit der Vegetation herrschen kann. Es ist ebenso selbstverständlich, dass die *Bedingungen für die Einwanderung der Arten* in diese Gebiete nicht ganz dieselben gewesen sein können.

also eine Aufgabe, die mehr Zeit und einen grösseren Zutritt zu der Literatur voraussetzte, als während der Kriegsjahre mit der strengen Absperrung Finnlands möglich war. Eine solche Teilung meiner Arbeit war durch den Zwang der Zeitläufe hervorgerufen und meines Erachtens berechtigt, da bei der Ausgabe des dritten Teiles ausdrücklich betont wurde, dass er »nur einen Teil eines noch nicht abgeschlossenen Ganzen« darstelle. Der dritte Teil meiner Laubwiesenstudien ist also als ein einzelnes Kapitel eines grösseren Ganzen anzusehen, wovon auch die fortlaufende Seitenzählung der drei Teile zeugt, ein Kapitel, das in gewissen Hinsichten ausdrücklich auf ein später folgendes hinweist. Mancherlei Umstände haben bewirkt, dass der in Aussicht gestellte vierte Teil noch nicht erschienen ist. Die Erörterung, die ich versprochen habe, wird indessen, wenn sich Zeit und Gelegenheit dazu bietet, nicht ausbleiben.

Bei den oben hervorgehobenen Verhältnissen musste es mich frappieren (dies gilt besonders von den Gebieten ein und desselben Distrikts; Kökar und Föglö haben eine artenärmere Flora als Lemland und der NW Schärenarchipel), eine *auffallende und recht konstante Beziehung* zwischen den Arealen und den Artenzahlen dieser *voneinander isolierten* Gebiete zu finden.

Dies ist gar nichts Selbstverständliches und jedenfalls etwas ganz Anderes als die vage (*non pas que nous admettions une proportionnalité rigoureuse — —*), aus dem Zitat S. 25) Beziehung, die oben zunächst für verschiedene Flächen eines und desselben von gleichartiger Vegetation eingenommenen Gebietes berührt worden ist. Viel näher hätte es dagegen gelegen zu erwarten, dass allerlei Umstände (von ökologischer Natur, in bezug auf die Bedingungen für die Einwanderung — — —) bald mehr, bald weniger begünstigend auf die Artenzahl eingewirkt hätten. Das gefundene recht konstante Verhalten zeigt in erster Linie, dass die Vegetation der Gebiete zu einem gewissen *Gleichgewicht* gelangt ist, wovon man a priori bei dem recht geringen Alter dieser Gebiete nicht überzeugt sein konnte (s. Kap. III,3 vorliegender Studie); ohne dieses erreichte Gleichgewicht wäre das konstante Verhalten nicht möglich gewesen. Es zeigt infolge des *Umfangs* und des *übereinstimmenden Zeugnisses* des Beweismaterials ferner, und *gerade darin liegt der wesentliche Gewinn*, dass bei der Konkurrenz zwischen allen auf die *Zusammensetzung der Vegetation einwirkenden Umständen dem Areal ein ungeahnt grosser Einfluss zukommt, ein grösserer als der, mit welchem man früher in der Pflanzengeographie operiert hat.*¹⁾

Zur Beleuchtung der Art der hier berührten Beziehung seien folgende Zahlen angeführt:

In Lemland (wir wählen diesen Distrikt, weil er aus verschiedenen Gründen am beweiskräftigsten ist) zählen die Gebiete der kleinsten Grössenkatgorie (vgl. 1917, S. 501, 506 = 1922 B, S. 21, 26) 153—164 Arten. Für Gebiete des 3—4 fachen Areals (Granholm, Slätholm) steigt die Zahl auf 202, bzw. 203. Wird das letztgenannte Areal weiter zweimal erhöht (Granö, Ytternäs, Björkö), so wächst die Zahl um etwa zehn (210, 210, 216).

Da ich für drei Distrikte (der vierte, wo nur drei Gebiete untersucht worden waren, ist nicht beweiskräftig) hauptsächlich dieses gleiche Beziehungsverhältnis zwischen Areal und Artenzahl gefunden hatte, glaubte ich folgendes feststellen zu können (1917, S. 509 = 1922 B, S. 28):

¹⁾ Wenn Du Rietz (Zur Erklärung einer historisch-pflanzensoziologischen Streitfrage, 1924, S. 433) sagt: »Betreffs des Verhältnisses zwischen Artenzahl und Areal stimmen die Resultate PALMGRENS mit den früher von JACCARD gefundenen gut überein«, so scheint dies also nicht ganz korrekt zu sein.

»1. — In den Laubvegetationsgebieten Ålands herrscht — ganz besonders im Rahmen der verschiedenen geographischen Distrikte — eine bemerkenswerte Übereinstimmung in der Artenzahl für Gebiete von ungefähr demselben Areal und mit gleichartigen Standorts- bzw. Vegetationsverhältnissen.»

»2. — Die Artenzahl der Spezialgebiete steht innerhalb der verschiedenen Distrikte in der Mehrzahl der Fälle in direktem Verhältnis zu dem Areal der Gebiete.»

»4. — Dass innerhalb der Laubvegetation ein einigermaßen bestimmtes, für die untersuchten 30 Spezialgebiete jedenfalls der Hauptsache nach erreichtes Verhältnis zwischen Artenzahl und Flächenraum besteht; die untersuchten 30 Spezialgebiete würden mit anderen Worten der Hauptsache nach die Artenzahl erhalten haben, die — unter den auf Åland herrschenden Verhältnissen — von ihrer Grösse und ihren Standorts- bzw. Vegetationsverhältnissen gestattet wird.»

Das Gesagte erlaubte in Anbetracht des Umfangs des Materiales folgenden allgemeinen Schluss zu formulieren (S. 617 = 1922 B, S. 120):

»— — — Es würde mit anderen Worten zwischen Areal und Artenzahl für diese artenreiche Formation auf Åland ein intimer Zusammenhang herrschen, dem mit Rücksicht auf die Konstitution der Formation kaum der Charakter eines Gesetzes abzuerkennen sein dürfte.»

Also: einem gewissen bestimmten Areal entspricht unter gewissen vorhandenen Bedingungen (für die Laubwiesenvegetation) eine gewisse bestimmte Zahl von Arten. Mit anderen Worten: erhöht sich das Areal, so wächst auch die Artenzahl nach einem gewissen bestimmten Gesetz.¹⁾

Im Anschluss an die vorgelegten Tatsachen erhob sich die Frage, welches die nähere Beziehung zwischen Areal und Artenzahl für die åländische Laubwiesenvegetation ist. — Zu einer völlig exakten Bestimmung des gegenseitigen Verhältnisses der Zunahme des Areals und der Artenzahl schien mir und scheint mir noch heute das damals vorhandene Material nicht hinzureichen.

¹⁾ Dass ich dieses Verhalten tatsächlich als sehr bestimmt angesehen habe, geht u. a. aus folgender Äusserung S. 620 (= 1922 B, s. 122) hervor:

»— — — Aufgrund der Kenntnis der åländischen Laubvegetation, die für mich das Ergebnis dieser Studie darstellt, glaube ich für ein åländisches Laubwiesengebiet im voraus — ohne die Gefahr, bei mehr als einem, höchstens zwei Dutzend Arten fehlzugreifen — den Artenreichtum abschätzen zu können. Welches die vertretenen Arten sind, darüber lässt sich dagegen nur für einen Teil (die Hälfte oder daherum) im voraus eine annähernd begründete Vorstellung gewinnen. Inbezug auf diese Fragen hegte wenigstens der Verfasser dieser Studie früher eine ganz andere Auffassung. An die Möglichkeit, aus der Grösse eines Gebietes mit einem recht hohen Grad von Exaktheit auf dessen Artenzahl schliessen zu können, hatte ich nie gedacht. Dagegen hatte ich mir wohl vorgestellt, dass man bei der Kenntnis der Standortverhältnisse eines bestimmten Platzes mit Sicherheit das Vorhandensein gewisser Arten in einer viel höheren Zahl als der, welche diese Studie hat erkennen lassen, voraussetzen konnte.»

Indessen gewährt es doch einen gewissen Leitfaden und wurde daher einer präliminären Erörterung S. 600 (= 1922 B, S. 105) unterworfen, wobei auch die Frage gestellt und approximativ beantwortet wurde, ein wie grosses Areal als erforderlich angesehen werden könnte, um sämtlichen Arten der Laubwiesenvegetation daselbst eine Ansiedlung zu gestatten.

An diese Erörterung anknüpfend stellte ich mir schliesslich als »Programm für die nächste Zukunft« auf, *die oben berührte Beziehung zwischen Areal und Artenzahl zu ermitteln*. Das geschah in folgender Form S. 599 = 1922 B, S. 104 (in ungefähr denselben Worten auch S. 627 = 1922 B, S. 129):

»Eine wichtige künftige Aufgabe wird es angesichts des oben Gesagten nicht nur im Hinblick auf das Verständnis der åländischen Laubvegetation, sondern auf das Verständnis des Wesens der Vegetation überhaupt sein, für verschiedene Formationstypen die Artenzahl auf Arealen von verschiedener Grösse (beispielsweise solcher im Verhältnis 1 : 2 : 4 . . .), teils absolut, teils im Verhältnis zu der am Untersuchungsort des betreffenden Formationstypus disponibeln Anzahl Arten festzustellen, um *mittels exakter Zahlen die gegenseitigen Beziehungen von Areal und Artenzahl zu ermitteln*.«¹⁾

Zur Ergänzung des Gesagten wurde S. 627 = 1922 B, S. 129 hinzugefügt:

»Da hierdurch die Vegetationsverhältnisse nicht nur innerhalb grösserer Areale, wie derer, die in dieser Studie zunächst besprochen worden sind, sondern auch innerhalb kleinerer (der einzelnen Standorte) beleuchtet werden sollen, dürften die Ausgangsareale, wenigstens für die Laubvegetation, sehr klein, höchstens vielleicht 5 m im Quadrat, zu nehmen sein.»

Die Kriegsjahre haben mir nicht erlaubt, diese Aufgabe auf Åland auszuführen, aber schon der grösste Teil des Sommers 1918 wurde Studien zu ihrer Lösung gewidmet. Bevor ich jedoch das mir nötig erscheinende Material hatte sammeln können, fand ich, dass die Frage, die, wie ich mitteilte, Gegenstand meiner Untersuchungen war, von anderer Seite aufgegriffen worden war. Dies ist die Ursache, weshalb ich bisher keine neue Mitteilung über die

¹⁾ O. ARRHENIUS schreibt (1920, S. 12): »Es scheint eigentümlich, dass ein so centrales Problem innerhalb der Botanik wie das Verhältnis zwischen Oberfläche und Arten nicht mehr bearbeitet wurde, als es der Fall ist: — — — Der erste, der die Sache einer etwas eingehenderen Untersuchung unterzog, war Jaccard, der indessen das Ganze damit erledigte, dass man keinerlei mathematischen Zusammenhang zwischen der Grösse der Fläche und der Anzahl der Arten finden könne. Zu ungefähr dem gleichen Resultat kam Palmgren bei seiner Åland-untersuchung« (von mir kursiviert).

Wie irrig die Behauptung von ARRHENIUS für meine Person ist, geht aus dem obigen Zitat sowie aus den Zitaten S. 36 hervor.

Frage des Areals und der Artenzahl gegeben habe. Ich werde jedoch auf das Thema zurückkommen und dabei die einschlägige Literatur prüfen, die seit der Veröffentlichung meiner Studie von 1915—1917 erschienen ist.

Zur Beleuchtung des Problems über die Beziehung zwischen Areal und Artenzahl sei noch die Frage angeschnitten, *worauf sich diese Beziehung gründet*.

Hierüber wird 1917 (S. 618 = 1922 B, S. 121) u. a. folgendes gesagt (s. auch 1915, S. 39 sowie 1917 = 1922 B, Kap. IX):

» — — Der Grund dazu, dass innerhalb eines beschränkten Standortsareals nur ein gewisser Teil der Arten angetroffen wird, die man dort mit Fug hätte erwarten können, wäre mithin (vgl. S. 109 = 604) in dem rein mechanischen Hindernis zu suchen, das die am Platze zuerst fest ansässigen aufgrund der gesamten Masse ihrer Einzelindividuen dem Auftreten neuer Arten entgegenstellen. Damit im grossen ganzen alle einen gewissen Standortstypus kennzeichnenden Arten in einem Laubwiesengebiet vertreten sein könnten, wäre mit anderen Worten eine gewisse Mindestzahl einzelner Standorte, d. h. eine gewisse *minimale Fläche* (schwed. »minimiyta») erforderlich. Was in dieser Hinsicht von den einzelnen Standorten gilt, muss offenbar auch auf die einzelnen Laubwiesengebiete zurückwirken, die ja eine Zusammenfassung der ersteren darstellen. Dass die einzelnen Laubwiesengebiete nur einen gewissen beschränkten Teil der Arten beherbergen, die man dort mit Fug erwarten könnte, würde mithin darauf beruhen, dass das Gebiet keine Möglichkeit hat, innerhalb des zur Verfügung stehenden Areals einer grösseren Anzahl Raum zu bieten. Ganz sicher haben auch andere Arten einzudringen versucht. Sie haben jedoch die Plätze schon besetzt gefunden, sind mit anderen Worten *ausgeschlossen worden, weil sie zu spät gekommen sind*.«

Wie sich oben gezeigt hat, glaubte ich also feststellen zu können, dass für eine vollständige Entwicklung eines gewissen Vegetationstypus (eines Standortes, einer Pflanzengesellschaft im weiteren oder engeren Sinn, — —) ein gewisses kleinstes Areal, eine »minimale Fläche« (schwed. »minimiyta» = *minimiareal* = *Mindestfläche*) erforderlich ist.

Mit der oben zitierten Äusserung ist die Frage nach der Mindestfläche ohne Zweifel als pflanzengeographisches Problem lanciert worden. Verschiedene, wie es scheint bemerkenswerte Konsequenzen daraus wurden auch in meiner Studie von 1915—1917 gezogen. Ich verweise bloss auf meinen Entwurf über die Rolle des Zufalls und auf die Darstellung über die seltenen Arten. Es würde selbstverständlich (wie immer bei neuen Anregungen) zukünftigen Studien vorbehalten bleiben, den vorgelegten Begriff »minimale Fläche« näher zu entwickeln und zu fixieren, u. a. festzustellen, wann die Bedingung Mindestfläche für eine Pflanzengesellschaft als erfüllt angesehen werden könnte; hierüber werden sich ganz gewiss verschiedene Ansichten geltend machen können.

Es kann also kaum als richtig betrachtet werden, wenn DU RIETZ (»Zur Klä-

»Die ersten Andeutungen einer Fassung des Minimiarealproblems, d. h. der Tatsache, dass eine Assoziation ein gewisses Areal benötigt, um ihren wichtigsten Arten genug Raum zu geben, finden wir bei BRAUN-BLANQUET (1913, leider habe ich dies früher übersehen) und PALMGREN (1917)«, oder S. 433: »Interessant ist vor allem seine Andeutung einer Art primitiven Minimiarealbegriffes (p. 618); — — —«. — Es handelt sich hier offenbar nicht nur um eine *Andeutung*, sondern um die Lancierung einer ganz sicher bedeutungsvollen und *in ihrem Grundgedanken ohne weiteres völlig klaren Idee*, die sich in der Tat in Skandinavien unmittelbar Interesse erwarb. Mit Vergnügen sehe ich indessen, dass DU RIETZ mir nunmehr doch das Verdienst einer »Andeutung« zuerkennt. Noch in seiner grossen historischen Arbeit von 1921 heisst es (S. 121): »1917 wurde unter anderem der Assoziationskomplexbegriff eingeführt (DU RIETZ 1917), und 1918 wurden die von FRIES (1913) und DU RIETZ (1917) vertretenen Anschauungen von DU RIETZ, FRIES und TENGWALL zum Gegenstand einer methodologischen Zusammenfassung gemacht, in der die Begriffe und Termini fixiert, die Begriffe Assoziationsfragment und Minimiareal neu eingeführt — —« wurden. — Es sei noch hinzugefügt, dass DU RIETZ (1924, S. 433) meinen »primitiven Minimiarealbegriff« folgendermassen charakterisiert sein lässt: »— er (= Palmgren) denkt sich nämlich, dass sich auf einer gewissen »Minimifläche« alle einen gewissen Standortstypus kennzeichnenden Arten«, die wegen Raummangels nicht in allen seinen Spezialgebieten vorkommen, sammeln würden.« Indem ich auf meine diesbezügliche S. 38 zitierte Äusserung hinweise, sei bemerkt, dass vor den obigen Worten »alle einen gewissen — —« in meiner Studie »im grossen ganzen« (»i stort sedt«) steht. Eine absolute Forderung des Vorhandenseins aller Arten denke ich mir also nicht für die »minimale Fläche«.

Mit der oben erwähnten Schrift von BRAUN-BLANQUET (1913) bin ich erst während der Drucklegung der vorliegenden Studie bekannt geworden. Ganz gewiss haben übrigens auch andere Forscher Gedanken ausgesprochen, die demjenigen ähnlich sind, der mich zu dem Begriff Mindestfläche führte (s. DRUDE 1913, S. 208), aber die von mir gezogenen Konsequenzen habe ich bei keinem anderen wiedergefunden, ebenso auch nicht die Grundlage für die Aufstellung dieses Begriffes, wie er sich aus meinen Studien ergibt.

Braun-Blanquets Ausspruch (unter der Überschrift: Die Assoziation als grundlegende Einheit der Pflanzengesellschaft, ihre Umgrenzung und Untersuchung) lautet, wie folgt (1913, S. 85):

»Räumlich beschränkte Bestände mit geringer Artenanzahl dürfen mit umfangreichen nicht in Parallele gesetzt werden, da sonst die Konstantenziffer der sich auch im kleinsten Bestand vorfindenden Formationsubiquisten auf Kosten der Charakterpflanzen, welche nur im gut entwickelten Bestände vollzählig auftreten, ungebührlich in die Höhe schnellte. Man wird also entweder Bestände, die ein gewisses Mindestausmass (bei *Curvuletum* etwa 4—5 Schritt im Geviert) nicht erreichen, von der tabellarischen Zusammenstellung ausschliessen, oder aber man betrachtet nur solche Assoziationen als typisch, deren Artenbestand eine gewisse Minimalzahl erreicht. Praktisch kommt beides ungefähr auf dasselbe heraus. Hat man sich schon etwas weiter in die Formationskunde eingearbeitet, so wird man aus dem Vorhandensein

oder Fehlen von Charakterpflanzen bald entscheiden können, ob ein Bestand typisch ist oder nicht. Freilich bleibt, auch dann noch dem persönlichen Ermessen ein gewisser Spielraum offen.»

Man vergleiche die vorstehenden Sätze mit meiner oben (S. 38) zitierten Äusserung (1917, S. 618 = 1922 B, S. 121) sowie mit der vorhergehenden und nachfolgenden Darstellung (mit Hinweisen auf die Studie von 1915—17) zu dem Problem von Artenzahl und Areal und den daraus herfliessenden Konsequenzen. — DU RIETZ hat schwerlich recht, wenn er in seiner oben angezogenen Schrift S. 433 sagt: »Etwas eigentlich Neues gegenüber der früheren Andeutungen des Minimiarealbegriffs von BRAUN-BLANQUET (1913, vergl. oben) enthalten aber seine diesbezügliche Erörterungen nicht«. So hat u. a. BRAUN-BLANQUET nur Assoziationen berücksichtigt, während ich den Begriff Mindestfläche auf Pflanzengesellschaften von verschiedenem Wert und auf Gebiete verschiedener Grösse (von einzelnen Standorten mit einheitlicher Pflanzendecke bis zu Gebieten mit Hunderten und Tausenden von Arten) ausgedehnt und die Richtigkeit dieses Verfahrens, die gar nicht a priori gegeben ist, statistisch nachgewiesen habe (s. die Darstellung von 1917 z. B. S. 607, 621 (= 1922 B, S. 111, 124) und in bezug auf die Flora von Gotland S. 630—632 = 1922 B, S. 131—134).

Die Feststellung des Begriffes Mindestfläche ist für die Pflanzengeographie ganz sicher von bedeutender Tragweite. Wo die erforderliche Mindestfläche nicht vorhanden ist, kann man sich eine Pflanzengesellschaft nicht *vollständig* entwickelt denken, man hat nur einen *gewissen Teil* davon (1917, S. 621 = 1922 B, S. 123; s. auch S. 595—596 = 100—101 sowie 1915, S. 39).¹⁾ Mehrere oder weniger von den Arten, die man hat erwar-

¹⁾ » — — — so erscheint es einleuchtend, dass man es in der Pflanzendecke der åländischen Laubwiesenstandorte nicht mit Formationen im eigentlichen Sinn zu tun hat, sondern nur mit Teilen von Formationen, die ganz natürlich nur eine Andeutung von dem Charakter geben können, den sich die verschiedenen Formationstypen angeeignet haben würden, wenn ihnen die nötigen Entwicklungsmöglichkeiten zu Gebote gestanden hätten. Die Konsequenz hieraus bezüglich der Standortsaufzeichnungen für die Beleuchtung der Laubwiesenvegetation ist in der Fussnote auf S. 102 (621) hervorgehoben worden.« — Die fragliche Fussnote lautet: »Standortsaufzeichnungen zur Beleuchtung der Beschaffenheit der Vegetation werden aufgrund des Gesagten, wie in Teil I, S. 39 bereits hervorgehoben und begründet worden ist, für die Laubvegetation nur teilweise ihrem Zweck entsprechen, da sie nur zeigen, wie sich die Vegetation unter gewissen erwähnten Bedingungen entwickeln kann, in einem durchaus gleichartigen Gebiet einige Schritte weiter kann sie sich in einer oder der anderen Hinsicht auf ganz andere Weise entwickelt haben; ein Gegenstück zu ihr ist überhaupt nicht zu finden.«

Wenn DU RIETZ in seiner grossen Arbeit von 1921 sagt, dass der Begriff Assoziationsfragment 1918 von ihm sowie von FRIES und TENGWALL einge-

ten dürfen, sind wegen Raummangels ausgeschlossen. *Bei der Auswahl sind natürlich viele Umstände bestimmend, nicht zuletzt die Ausbreitungskapazität der einzelnen Arten. Da offenbar recht viele Arten in dieser Hinsicht recht gleich gestellt sind, scheint der Zufall bedeutende Aussicht zu haben, der bei der Auswahl bestimmende Faktor zu werden* (s. Kap. V). Hierin habe ich zum wesentlichen Teil die Ursache der Ungleichförmigkeit in der Artzusammensetzung gesehen, die sich auf Åland sowohl zwischen einzelnen, *anscheinend gleichartigen* Standorten und Pflanzengesellschaften wie zwischen einzelnen gleichartigen Laubwiesengebieten herrschend gezeigt hat (s. 1917, S. 591—592, 596, 619—621 = 1922 B, S. 97—98, 101, 122—123). — Das Verhalten, das ich so für Åland konstatiert habe, besitzt offenbar allgemeine Gültigkeit.

So hat JACCARD (vgl. S. 11—12) schon zu Anfang dieses Jahrhunderts für die Alpen und den Jura auf eine bemerkenswerte und unerwartet grosse Ungleichförmigkeit in der Zusammensetzung der Pflanzendecke innerhalb von Gebieten (auch ganz nahe beieinander gelegenen) von anscheinend ganz gleichartiger ökologischer Natur aufmerksam gemacht. Die Ursache einer entsprechenden Erscheinung glaube ich, wie sich oben ergeben hat, zum beträchtlichen Teil in dem Spiel des Zufalls bei der Konkurrenz gefunden zu haben, die aus dem meistens *unzureichenden* Areal im Verhältnis zu der Zahl der für die Einwanderung disponiblen Arten, mit anderen Worten aus dem beschränkten Raum herfließt.¹⁾ Ich habe die Erscheinung also in einem anderen Licht gesehen als JACCARD. Dieser hat die Erklärung darin gesucht, was er *sekundäre* Verschiedenheiten der ökologischen Verhältnisse (auch wo diese anscheinend ganz gleichartig sind) nennt, die bei der Konkurrenz um den Raum entscheidend werden. Wie aus meinen Studien von 1917, S. 595

führt sei (vgl. das Zitat in vorliegender Studie, S. 39), so scheint dies der Berichtigung zu bedürfen, dass das Neue nur in dem Namen Assoziationsfragment liegt. Der Begriff an sich ist schon in meinen obigen Worten »Teil von Formationen« enthalten.

¹⁾ Zur weiteren Beleuchtung der Rolle, die hierbei dem Zufall beigemessen worden ist, sei folgende Äusserung angeführt (1917, S. 597 = 1922 B, S. 102):

»Erblicke ich also den Grund zu der vielförmigen Gestalt der Vegetation innerhalb der äländischen Laubwiesengebiete, auch wo es sich um anscheinend einheitliche Standorte handelt, wesentlich in der *auswählenden Tätigkeit des Zufalls* gegenüber dem disponiblen Überschuss an Arten, so übersehe ich doch nicht die Möglichkeit und die Wahrscheinlichkeit, dass bei dieser Auswahl unbedeutende, ganz sicher oft kaum merkbare *Unterschiede* innerhalb des Standorts eine oder die andere Art begünstigt haben können; die Buntheit der Pflanzendecke ist jedoch nicht in erster Linie hierdurch bedingt.»

= 1922 B, S. 100—101) hervorgeht (s. auch Fussnote s. 41), hatte ein solcher Erklärungsgrund zuerst auch mir vorgeschwebt. Die Auffassung JACCARDS kommt in folgendem Zitat zum Ausdruck:

»En résumé, de tout ce qui précède, nous pouvons conclure qu'en dehors des variations accentuées des facteurs biologiques généraux tels que la constitution géologique, l'altitude, la déclivité, l'exposition, l'éloignement, etc., qui agissent sur la distribution florale et modifient le coefficient de communauté entre deux localités éloignées, *il existe, dans toute région limitée, même uniforme en apparence, des causes locales de variations plus immédiates, quoique moins faciles à apprécier.*

Ces causes locales, nombreuses peut-être, en tout cas difficiles à déterminer, occasionnent une véritable *diversité biologique élémentaire* qui se traduit par une *diversité florale* parallèle.

Cette diversité est telle qu'on ne trouve pas deux localités d'une station uniforme en apparence possédant exactement la même association florale» (1901 B. S. 566; s. auch S. 578).

»Cette diversité de composition florale se manifestant sur *chaque élément de surface*, indépendamment d'aucune cause extérieure facilement appréciable, nous pouvons en conclure que:

En dehors des facteurs oecologiques généraux (facteurs primaires) il existe dans chaque point de la prairie alpine des causes locales de variation (facteurs secondaires) occasionnant une véritable diversité oecologique élémentaire, cause de la diversité florale observée.» (1902 A, S. 85; s. auch S. 75, 128.)

»Les *variations locales*, résultant surtout de l'inégale combinaison des facteurs topographiques et édaphiques, déterminent à leur tour dans chaque formation la composition et la distribution des associations végétales.

Enfin, grâce aux *variations élémentaires*, c'est-à-dire aux variations secondaires qui se manifestent sur chaque point ou élément de surface d'une station déterminée, les associations végétales qui la recouvrent sont constamment différentes d'un point à un autre; il en résulte *la diversité élémentaire de composition florale* que nous avons signalée.» (1908, S. 233; s. auch S. 231, 261.)

Mit einem vermehrten Areal wachsen selbstverständlich die Möglichkeiten für ökologische Verschiedenheiten von dieser sekundären Natur, sich zu äussern, und damit auch die Bedingungen für eine erhöhte Artenzahl. Ich zitiere (1908, S. 232):

»Enfin, rappelons encore une cause de variations que nous avons déjà signalée dans un mémoire précédent, à savoir l'influence considérable que l'étendue exerce, toutes autres conditions appréciables étant égales, sur la richesse florale. — — — On en peut conclure que les variations secondaires des conditions écologiques dans une station déterminée *se multiplient et se diversifient en proportion de l'étendue que l'on envisage*, alors même que les caractères généraux de la station ne changent pas d'une manière appréciable.»

Man vergleiche zu dem obigen Zitat die S. 90 wiedergegebene Äusserung JACCARDS über die Beziehung zwischen der Artenzahl und den ökologischen Bedingungen eines Gebietes.

Mein Beitrag (1917) zu der Frage nach der Artenzahl und dem Areal scheint nach dem Obigen kurz folgendermassen zusammengefasst werden zu können:

Ich habe auf Grund eines bedeutenden Materials nachgewiesen, dass für die åländische Laubwiesenvegetation die Artenzahl unter sonst im grossen ganzen unveränderten Bedingungen mit dem Areal *nach einem gewissen bestimmten Gesetz* zunimmt. Als eine Konsequenz aus dieser nachgewiesenen Gesetzmässigkeit habe ich mein Gesetz von der »*minimalen Fläche*» (»*minimiyta*» = Mindestfläche) entwickelt.

Meine in den Jahren 1915—1917 vorgelegten Arbeitsergebnisse waren zwar für die Laubwiesengebiete Ålands und dessen Pflanzengesellschaften gewonnen. Es schien mir jedoch offenbar, dass sie auch für andere, besonders artenreiche Pflanzengesellschaften Gültigkeit haben. Ich glaubte daher den allgemeinen Satz aussprechen zu dürfen (S. 1917, S. 622 = 1922 B, S. 124):

»*In dem für die åländische Laubwiesenvegetation gefundenen intimen Zusammenhang zwischen Areal und Artenzahl würde man mithin einen Ausdruck für ein sowohl pflanzen-topographisch als pflanzen-geographisch wirkendes Gesetz von wahrscheinlich umfassender Gültigkeit und bedeutender Tragweite zu sehen haben.*»

III.

Die hohe Artenzahl auf Åland und einige ihrer Ursachen.

1. Die Artenzahl auf Åland.

Zu der åländischen Flora zähle ich als *ursprünglich* die Arten, Unterarten und Varietäten, die in dem untenstehenden Verzeichnis aufgenommen sind. Die Zahl der *Arten* ist 650. Diese Zahl umfasst keine *Hieracia*, mit Ausnahme von *Hieracium Pilosella* und *H. umbellatum*. Sämtliche *Taraxaca* werden kollektiv als *Taraxacum officinale* angegeben. Als ursprünglich habe ich nur die Arten bezeichnet, welche ganz unabhängig vom Menschen oder von den Standorten, die ein Produkt der von ihm bewirkten Umgestaltung der Natur sind, auftreten. Nicht mitgerechnet sind also Arten wie *Alopecurus pratensis*, *Poa annua*, *Festuca elatior*, *Polygonum convolvulus*, *Chenopodium album*, *Spergula arvensis*, *Lepidium ruderales*, *Thlaspi arvense*, *Capsella bursa pastoris*, *Vicia hirsuta*, *Geranium pusillum*, *Lamium album*, *L. purpureum*, *Gnaphalium silvaticum*, *Gn. uliginosum*, *Senecio vulgaris* u. a., welche, trotzdem sie den menschlichen Siedelungen folgen, doch meist als der ursprünglichen Flora angehörig mitaufgenommen werden. Rechnet man Arten dieser Kategorie, aber nicht kultivierte und auch nicht nur zufällig als Ruderate oder Ballastpflanzen angetroffene mit, so übersteigt die Anzahl 750.

Die damals bekannten *Hieracium*-Arten der åländischen Laubwiesenvegetation (80 an der Zahl) sind in den Laubwiesenstudien des Verf. (1915, S. 54) aufgezählt. Wegen der *Taraxacum*-Flora sei auf die Studien des Verf. von 1910 verwiesen. — Von den *Hieracium*- sowohl als von den *Taraxacum*-Arten gibt es eine Anzahl solcher von sehr auffallendem systematischen Charakter, und daher leicht erkennbare, die einen hervorragenden Platz in der ursprünglichen Vegetation einnehmen (einige als Charakterpflanzen eines oder des anderen Standortstypus) und darum mit ganz demselben Recht wie eine grosse Anzahl anderer phanerogamer Arten eigentlich zu berücksichtigen wären. In der Laubwiesenvegetation sind so zu bemerken *Taraxacum praestans* u. *T. maculigerum*, unter den *Hieracia* treten u. a. hervor *H. auricula*, *H. bifurcatum*, *H. juncicaule*, *H. glomeratum* (= *glomeratulum*), *H. nigrans*, *H. lenifolium*, *H. melanolepis* (= *pellucidum*), *H. serratifrons*, *H. orbicans*, *H. prolixum*, *H. caesium* var. *maculosum*, *H. tenebrosum*, *H. triviale* (= *vulgatum*), *H. constringens*.

In der Ufervegetation ist *Taraxacum balticum* ein sehr hervortretendes Element. Die Hügel- und Felsbuckel (knallar) der Laubwiesengebiete erhalten im Frühling ihren Charakter grossenteils von *Taraxacum laetum*. Auf Felsen, besonders in den Schären ist *Hieracium rufescens* oft häufig. Nur zwecks Bewahrung der Konformität mit den meisten anderen Studien werden die *Taraxacum*- und *Hieracium*-Arten hier weggelassen. Ihre Verbreitung ist ja im allgemeinen auch weniger bekannt als die der anderen phanerogamen Arten. Im Hinblick auf die *Taraxacum*-Arten ist es auch recht schwierig, eine Grenze zwischen den ursprünglichen und den Kulturformen zu ziehen. Für die *Hieracia* wird hinwiedereine Verteilung auf eine Anzahl kollektiver Arten schwierig und stets sehr willkürlich.

Die auf Åland vorkommenden *Taraxacum*-Formen lassen sich verteilen auf die Gruppen: *Erythrosperma* Dahlst., *Palustria* Dahlst., *Spectabilia* Dahlst. und *Vulgaria* Dahlst. (nach DAHLSTEDTS Darstellung in LINDMAN: Svensk fanerogamflora, 1918); die »*Hieracium*»-Formen auf die folgenden Hauptarten oder Artengruppen (nach DAHLSTEDT a. a. O.): *H. macrolepidium* Norrl., *H. Pileosella* L., *H. auricula* L., *H. suecicum* Fr., *H. dubium* (L.), *H. glomeratum* Almqu., *H. pubescens* (Lbm), *H. cymosum* (L.), *H. macranthelum* N. et P., *H. Oreadea*, *H. subcaesia*, *H. subvulgata*, *H. caesia*, *H. vulgata genuina*, *H. rigida*, *H. umbellatum* L.

Von Unterarten und Varietäten sind in dem untenstehenden Artenverzeichnis nur einige der bemerkenswerteren, namentlich solche mit in einer oder der anderen Hinsicht (geographisch oder standörtlich) beachtenswerthem Auftreten angeführt. Über die aufgenommenen Formen sei folgendes erwähnt: *Salix repens* **rosmarinifolia* ist eine östliche Form, die in Schweden äusserst selten ist. Auf Åland kommt sie sehr spärlich an nur wenigen Lokalitäten vor, während die Hauptform häufig ist. Von *Carex Oederi* findet sich die Hauptform allgemein auf sumpfigem Boden, auf Mooren, Braunmooren und an ähnlichen Standorten. An den Meeresufern tritt fast nur die Form *C. *pulchella* Lönner, auf, die hier oft sehr charakteristisch ist und in ihrer ganzen Wuchsweise und ihrem allgemeinen Habitus von der Hauptform abweicht. In bezug auf den systematischen Wert der Form bin ich nicht ganz sicher. Von LINDMAN wird sie (Svensk fanerogamflora, 1918) als Art gerechnet, eine Auffassung, die ich kaum teilen kann. Von höherem systematischen Wert scheint mir *C. *oedocarpa* Ands. zu sein. Der Unterartwert ist hier wahrscheinlich der richtige. Die Form tritt an sehr spezifischen Standorten auf: lockere Erde in feuchtem, fruchtbarem Wald (meist Laubwald); sie scheint gern schwach ausgetretenen Viehpfaden zu folgen. Wo die Form ab und zu neben der Hauptart erscheint, tritt ihr Charakter als wirkliche systematische Form scharf und unzweideutig hervor, ein Verhalten, das hier hervorgehoben sei, da ihr systematischer Charakter oft in Frage gestellt worden ist. In Sammlungen sieht man sie oft teils als *C. flava* × *Oederi*, teils als *C. lepidocarpa* bestimmt, was zu ihrer unrichtigen Auffassung beigetragen hat.¹⁾ — *Ranunculus flammula* **reptans* erscheint auf Åland wie anderswo auf grusigen Seeufern, während die Hauptart allerlei feuchte und nasse Standorte wählt. *Ranunculus* **fallax* gehört schattigen Hainen, die

¹⁾ Vgl. PALMGREN: *Carex*-gruppen Fulvella (Meddelanden af Soc. pro. F. et Fl. Fenn., H. 35, 1909, S. 168).

Hauptart *R. auricomus* offener Wiese an. — *Gentiana amarella* **axillaris* ist nur an einer einzigen Lokalität (Viehweide in Finström, Emkarby) angetroffen worden, während die Unterart **lingulata* eine allgemein vorkommende Laubwiesenart ist.

Der Konformität mit früheren Schriften zuliebe habe ich in bezug auf die Nomenklatur befolgt: Förteckning öfver Skandnaviens växter utgifven af Lunds botaniska förening, 1. Kärlväxter (Erste Auflage), Lund 1907. Es bestehen nur folgende Abweichungen: *Mespilus curvisepala* Lindm. (s. LINDMAN 1918) ist 1907 nicht aufgenommen; *Poa angustifolia* L. (als Art 1918 von LINDMAN aufgenommen) erscheint in dem genannten Verzeichnis als Varietät von *P. pratensis*; *Puccinellia retroflexa* Holmb. findet sich nicht in der ersten Auflage, wohl aber (unter dem Namen *P. suecica*) in der zweiten (1917); *Carex nemorosa* Rehb. (als Art von LINDMAN, 1918 aufgenommen) ist (a. a. O.) als Varietät unter *C. vulpina* angeführt; *Carex* **contigua* Hoppe u. *C.* **Pairaei* F. Schultz (s. LINDMAN 1918) sind 1907 als *C. muricata* aufgenommen; *Carex* **pulchella* und *C.* **oedocarpa* sind nicht aufgenommen (1907 u. 1917), *Dryopteris dilatata* ist 1907 als Unterart, 1917 als Art aufgeführt; *Potamogeton Zizii* wird (1907 u. 1917) als *P. gramineus* × *lucens* aufgenommen; *Zamchellia repens* Boenn. u. *Z. pedunculata* Rehb. sind 1907 nicht, wohl aber 1917 aufgenommen, *Ranunculus* **fallax* erscheint (1907 u. 1917) als *R. auricomus* × *cassubicus*; *Alchemilla acutidens* und *A. obtusa* sind 1907 nicht, wohl aber 1917 aufgenommen; *Myosotis laxa* findet sich nicht 1907, wohl aber 1917; *Vaccinium microcarpum* erscheint 1907 u. 1917 als Unterart. — *Mespilus curvisepala* erscheint bei mir 1915—1917, 1921 als *M. calycina* und *Corydalis laxa* als *C. solida*.

Die ursprünglichen Arten Ålands.

Bäume und Sträucher.

<i>Taxus baccata</i>	<i>Alnus rotundifolia</i>	<i>Rosa glauca</i>
<i>Pinus silvestris</i>	<i>A. incana</i>	<i>R. coriifolia</i>
<i>Picea Abies</i>	<i>Quercus robur</i>	<i>R. tomentosa</i>
<i>Juniperus communis</i>	<i>Ulmus scabra</i>	<i>R. mollis</i>
<i>Populus tremula</i>	<i>Ribes nigrum</i>	<i>R. cinnamomea</i>
<i>Salix pentandra</i>	<i>R. rubrum</i> v. <i>pubescens</i>	<i>Prunus spinosa</i>
<i>S. caprea</i>	<i>R. alpinum</i>	<i>Pr. Padus</i>
<i>S. cinerea</i>	<i>Cotoneaster integerrima</i>	<i>Acer platanoides</i>
<i>S. aurita</i>	<i>Pyrus Malus</i>	<i>Rhamnus cathartica</i>
<i>S. depressa</i>	<i>Sorbus suecica</i>	<i>Rh. Frangula</i>
<i>S. nigricans</i>	<i>S. fennica</i>	<i>Tilia cordata</i>
<i>S. phylicifolia</i>	<i>S. Aucuparia</i>	<i>Daphne Mezereum</i>
<i>S. repens</i>	<i>Mespilus monogyna</i>	<i>Hippophaë rhamnoides</i>
<i>S. *rosmarinifolia</i>	<i>M. curvisepala</i>	<i>Fraxinus excelsior</i>
<i>Myrica gale</i>	<i>Rubus idaeus</i>	<i>Viburnum Opulus</i>
<i>Corylus avellana</i>	<i>R. pruinosis</i>	<i>Lonicera Xylosteum</i>
<i>Betula verrucosa</i>	<i>R. caesius</i>	
<i>B. pubescens</i>	<i>Rosa canina</i>	

Gräser, Halbgräser und Juncaceaeen.

<i>Phalaris arundinacea</i>	<i>Nardus stricta</i>	<i>Carex caespitosa</i>
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	<i>Triticum caninum</i>	<i>C. gracilis</i>
<i>Hierochloë odorata</i>	<i>Tr. repens</i>	<i>C. Goodenowii</i>
<i>Milium effusum</i>	<i>Elymus arenarius</i>	<i>C. v. juncella</i>
<i>Phleum Boeckleri</i>	<i>Eriophorum polystachy-</i>	<i>C. aquatilis</i>
<i>Alopecurus ventricosus</i>	<i>um</i>	<i>C. ornithopus</i>
<i>A. geniculatus</i>	<i>E. latifolium</i>	<i>C. digitata</i>
<i>A. aristulatus</i>	<i>E. gracile</i>	<i>C. caryophyllea</i>
<i>Agrostis stolonifera</i>	<i>E. vaginatum</i>	<i>C. montana</i>
<i>A. vulgaris</i>	<i>E. alpinum</i>	<i>C. pilulifera</i>
<i>A. canina</i>	<i>Scirpus silvaticus</i>	<i>C. pallescens</i>
<i>Calamagrostis arundina-</i>	<i>Sc. maritimus</i>	<i>C. glauca</i>
<i>cea</i>	<i>Sc. rufus</i>	<i>C. livida</i>
<i>C. neglecta</i>	<i>Sc. compressus</i>	<i>C. panicea</i>
<i>C. lanceolata</i>	<i>Sc. Tabernaemontani</i>	<i>C. vaginata</i>
<i>C. purpurea</i>	<i>Sc. parvulus</i>	<i>C. magellanica</i>
<i>C. epigejos</i>	<i>Sc. pauciflorus</i>	<i>C. limosa</i>
<i>Aira praecox</i>	<i>Sc. palustris</i>	<i>C. polygama</i>
<i>A. bottnica</i>	<i>Sc. mamillatus</i>	<i>C. extensa</i>
<i>A. caespitosa</i>	<i>Sc. uniglumis</i>	<i>C. Oederi</i>
<i>A. flexuosa</i>	<i>Sc. caespitosus v. austri-</i>	<i>C. *pulchella</i>
<i>Avena pratensis</i>	<i>acus</i>	<i>C. *oedocarpa</i>
<i>A. pubescens</i>	<i>Rhynchospora alba</i>	<i>C. lepidocarpa</i>
<i>Arrhenatherum elatius</i>	<i>Rh. fusca</i>	<i>C. flava</i>
<i>Sesleria coerulea</i>	<i>Carex dioica</i>	<i>C. Hornschuchiana</i>
<i>Arundo Phragmites</i>	<i>C. pulcaris</i>	<i>C. distans</i>
<i>Triodia decumbens</i>	<i>C. pauciflora</i>	<i>C. capillaris</i>
<i>Molinia coerulea</i>	<i>C. paradoxa</i>	<i>C. pseudocyperus</i>
<i>Melica nutans</i>	<i>C. diandra</i>	<i>C. rostrata</i>
<i>Briza media</i>	<i>C. muricata *contigua</i>	<i>C. vesicaria</i>
<i>Dactylis glomerata</i>	<i>C. *Pairaei</i>	<i>C. riparia</i>
<i>Poa trivialis</i>	<i>C. vulpina</i>	<i>C. lasiocarpa</i>
<i>P. pratensis</i>	<i>C. nemorosa</i>	<i>C. hirta</i>
<i>P. angustifolia</i>	<i>C. chordorrhiza</i>	<i>Juncus effusus</i>
<i>P. irrigata</i>	<i>C. disticha</i>	<i>J. conglomeratus</i>
<i>P. nemoralis</i>	<i>C. arenaria</i>	<i>J. balticus</i>
<i>P. palustris</i>	<i>C. leporina</i>	<i>J. filiformis</i>
<i>P. compressa</i>	<i>C. glareosa</i>	<i>J. lamprocarpus</i>
<i>Glyceria fluitans</i>	<i>C. norvegica</i>	<i>J. alpinus</i>
<i>Atropis retroflexa</i>	<i>C. loliacea</i>	<i>J. supinus</i>
<i>Festuca arundinacea</i>	<i>C. brunnescens</i>	<i>J. compressus *Gerard</i>
<i>F. rubra</i>	<i>C. canescens</i>	<i>J. bufonius</i>
<i>F. ovina</i>	<i>C. elongata</i>	<i>Luzula pilosa</i>
<i>Bromus mollis</i>	<i>C. stellulata</i>	<i>L. campestris</i>
<i>Brachypodium pinnatum</i>	<i>C. remota</i>	<i>L. multiflora</i>
<i>Br. silvaticum</i>	<i>C. elata</i>	<i>L. pallescens</i>

Kräuter.

<i>Woodsia ilvensis</i>	<i>Sparganium glomeratum</i>	<i>Ophrys muscifera</i>
<i>Cystopteris fragilis</i>	<i>Zostera marina</i>	<i>Orchis mascula</i>
<i>Struthiopteris germanica</i>	<i>Potamogeton filiformis</i>	<i>O. sambucina</i>
<i>Dryopteris Thelypteris</i>	<i>P. pectinatus</i>	<i>O. incarnata</i>
<i>Dr. Filix mas</i>	<i>P. natans</i>	<i>O. v. cruenta</i>
<i>Dr. cristata</i>	<i>P. gramineus</i>	<i>O. Traunsteineri</i>
<i>Dr. spinulosa</i>	<i>P. Zizii</i>	<i>O. maculata</i>
<i>Dr. dilatata</i>	<i>P. alpinus</i>	<i>Herminium monorchis</i>
<i>Dr. Phegopteris</i>	<i>P. polygonifolius</i>	<i>Coeloglossum viride</i>
<i>Dr. Linneana</i>	<i>P. perfoliatus</i>	<i>Gymnadenia conopsea</i>
<i>Athyrium Filix femina</i>	<i>P. praelongus</i>	<i>Platanthera bifolia</i>
<i>Asplenium Trichomanes</i>	<i>P. crispus</i>	<i>Pl. montana</i>
<i>A. Ruta muraria</i>	<i>P. mucronatus</i>	<i>Cephalanthera longifolia</i>
<i>A. septentrionale</i>	<i>P. panormitanus</i>	<i>Epipactis palustris</i>
<i>Blechnum Spicant</i>	<i>P. obtusifolius</i>	<i>E. latifolia</i>
<i>Cryptogramma crispa</i>	<i>P. pusillus</i>	<i>Listera ovata</i>
<i>Pteridium aquilinum</i>	<i>Ruppia spiralis</i>	<i>L. cordata</i>
<i>Polypodium vulgare</i>	<i>R. rostellata</i>	<i>Neottia nidus avis</i>
<i>Ophioglossum vulgatum</i>	<i>Zanichellia repens</i>	<i>Goodyera repens</i>
<i>Botrychium Lunaria</i>	<i>Z. pedunculata</i>	<i>Corallorrhiza Neottia</i>
<i>B. boreale</i>	<i>Najas marina</i>	<i>Malaxis paludosa</i>
<i>B. ramosum</i>	<i>Triglochin maritimum</i>	<i>Microstylis monophylla</i>
<i>B. lanceolatum</i>	<i>Tr. palustre</i>	<i>Humulus Lupulus</i>
<i>B. simplex</i>	<i>Scheuchzeria palustris</i>	<i>Urtica dioica</i>
<i>B. matricariae</i>	<i>Alisma Plantago-aqua-</i>	<i>Rumex hydrolapathum</i>
<i>Equisetum arvense</i>	<i>tica</i>	<i>R. crispus</i>
<i>E. pratense</i>	<i>Hydrocharis Morsus ra-</i>	<i>R. Acetosa</i>
<i>E. silvaticum</i>	<i>nae</i>	<i>R. Acetosella</i>
<i>E. palustre</i>	<i>Calla palustris</i>	<i>Polygonum viviparum</i>
<i>E. fluviatile</i>	<i>Spirodela polyrrhiza</i>	<i>P. amphibium</i>
<i>E. hiemale</i>	<i>Lemna trisulca</i>	<i>P. tomentosum</i>
<i>E. variegatum</i>	<i>L. minor</i>	<i>P. minus</i>
<i>E. scirpoides</i>	<i>L. gibba</i>	<i>P. Hydropiper</i>
<i>Lycopodium Selago</i>	<i>Gagea lutea</i>	<i>P. aviculare</i>
<i>L. annotinum</i>	<i>G. minima</i>	<i>P. dumetorum</i>
<i>L. clavatum</i>	<i>Allium Scorodoprasum</i>	<i>Atriplex hastatum</i>
<i>L. inundatum</i>	<i>A. oleraceum</i>	<i>A. patulum *oblongifo-</i>
<i>L. complanatum</i>	<i>A. Schoenoprasum</i>	<i>lium</i>
<i>Selaginella ciliata</i>	<i>A. ursinum</i>	<i>Salicornia herbacea</i>
<i>Isoetes lacustre</i>	<i>Fritillaria Meleagris</i>	<i>Suaeda maritima</i>
<i>Typha latifolia</i>	<i>Majanthemum bifolium</i>	<i>Salsola Kali</i>
<i>T. angustifolia</i>	<i>Polygonatum odoratum</i>	<i>Montia fontana *lampro-</i>
<i>Sparganium minimum</i>	<i>P. multiflorum</i>	<i>sperma</i>
<i>Sp. affine</i>	<i>Convallaria majalis</i>	<i>Stellaria nemorum</i>
<i>Sp. simplex</i>	<i>Paris quadrifolia</i>	<i>St. media</i>
<i>Sp. ramosum v. micro-</i>	<i>Iris pseudacorus</i>	<i>St. Holostea</i>
<i>carpum</i>	<i>Cypripedium calceolus</i>	<i>St. uliginosa</i>

<i>Stellaria palustris</i>	<i>Ranunc. paucistamineus</i>	<i>Potentilla reptans</i>
<i>St. graminea</i>	<i>R. circinnatus</i>	<i>P. anserina</i>
<i>St. longifolia</i>	<i>Thalictrum simplex</i>	<i>Comarum palustre</i>
<i>Cerastium vulgare</i>	<i>Th. flavum</i>	<i>Geum urbanum</i>
<i>C. glutinosum</i>	<i>Chelidonium majus</i>	<i>G. rivale</i>
<i>C. semidecandrum</i>	<i>Corydalis intermedia</i>	<i>Filipendula Ulmaria</i>
<i>Sagina nodosa</i>	<i>C. laxa</i>	<i>F. hexapetala</i>
<i>S. procumbens</i>	<i>Lepidium latifolium</i>	<i>Alchemilla pubescens</i>
<i>S. maritima</i>	<i>Cochlearia danica</i>	<i>A. plicata</i>
<i>Honkenya peploides</i>	<i>Alliaria officinalis</i>	<i>A. pastoralis</i>
<i>Moehringia trinervia</i>	<i>Cakile maritima</i>	<i>A. filicaulis</i>
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	<i>Isatis tinctoria</i>	<i>A. acutangula</i>
<i>Spergula vernalis</i>	<i>Crambe maritima</i>	<i>A. micans</i>
<i>Sp. salina</i>	<i>Barbarea stricta</i>	<i>A. subcrenata</i>
<i>Scleranthus annuus</i>	<i>Nasturtium palustre</i>	<i>A. alpestris</i>
<i>Viscaria vulgaris</i>	<i>Cardamine pratensis</i>	<i>A. obtusa</i>
<i>Silene venosa</i>	<i>C. flexuosa</i>	<i>A. acutidens</i>
<i>S. nutans</i>	<i>C. hirsuta</i>	<i>Agrimonia Eupatoria</i>
<i>Lychnis flos cuculi</i>	<i>Dentaria bulbifera</i>	<i>A. odorata</i>
<i>Melandrium viscosum</i>	<i>Draba verna</i>	<i>Medicago lupulina</i>
<i>M. silvestre</i>	<i>Dr. muralis</i>	<i>Trifolium fragiferum</i>
<i>Dianthus deltoides</i>	<i>Dr. incana</i>	<i>Tr. repens</i>
<i>Nymphaea alba</i>	<i>Stenophragma thalianum</i>	<i>Tr. montanum</i>
<i>N. candida</i>	<i>Turritis glabra</i>	<i>Tr. arvense</i>
<i>Nuphar luteum</i>	<i>Arabis hirsuta</i>	<i>Tr. pratense</i>
<i>N. pumilum</i>	<i>Erysimum hieracifolium</i>	<i>Tr. medium</i>
<i>Ceratophyllum demersum</i>	<i>Drosera rotundifolia</i>	<i>Anthyllis Vulneraria</i>
<i>Caltha palustris</i>	<i>Dr. longifolia</i>	(<i>euvulneraria</i> Lindb.
<i>Actaea spicata</i>	<i>Dr. intermedia</i>	<i>fil.</i>)
<i>Aquilegia vulgaris</i>	<i>Sedum maximum</i>	<i>Lotus corniculatus</i>
<i>Anemone Hepatica</i>	<i>S. annuum</i>	<i>Vicia tetrasperma</i>
<i>A. nemorosa</i>	<i>S. album</i>	<i>V. silvatica</i>
<i>A. ranunculoides</i>	<i>S. acre</i>	<i>V. Cracca</i>
<i>Myosurus minimus</i>	<i>S. sexangulare</i>	<i>V. sepium</i>
<i>Ranunculus Lingua</i>	<i>S. rupestre</i>	<i>V. lathyroides</i>
<i>R. Flammula</i>	<i>Bulliarda aquatica</i>	<i>Lathyrus silvestris</i>
<i>R. * reptans</i>	<i>Saxifraga tridactylites</i>	<i>L. palustris</i>
<i>R. sceleratus</i>	<i>S. granulata</i>	<i>L. pratensis</i>
<i>R. auricomus</i>	<i>Parnassia palustris</i>	<i>L. montanus</i>
<i>R. * fallax</i>	<i>Rubus saxatilis</i>	<i>L. niger</i>
<i>R. cassubicus</i>	<i>R. chamaemorus</i>	<i>L. vernus</i>
<i>R. acris</i>	<i>Fragaria vesca</i>	<i>Geranium sanguineum</i>
<i>R. repens</i>	<i>Fr. viridis</i>	<i>G. pratense</i>
<i>R. polyanthemus</i>	<i>Potentilla argentea</i>	<i>G. silvaticum</i>
<i>R. bulbosus</i>	<i>P. minor</i>	<i>G. molle</i>
<i>R. Ficaria</i>	<i>P. verna</i>	<i>G. dissectum</i>
<i>R. fluitans f. marinus</i>	<i>P. erecta</i>	<i>G. columbinum</i>

<i>Geranium lucidum</i>	<i>Selinum carvifolia</i>	<i>Myosotis arvensis</i>
<i>G. Robertianum</i>	<i>Angelica silvestris</i>	<i>M. collina</i>
<i>Oxalis Acetosella</i>	<i>A. litoralis</i>	<i>M. micrantha</i>
<i>Linum catharticum</i>	<i>Peucedanum palustre</i>	<i>Ajuga pyramidalis</i>
<i>Polygala vulgaris</i>	<i>Heracleum sibiricum</i>	<i>Scutellaria galericulata</i>
<i>P. amarella</i>	<i>Laserpitium latifolium</i>	<i>Sc. hastifolia</i>
<i>Mercurialis perennis</i>	<i>Cornus suecica</i>	<i>Glechoma hederacea</i>
<i>Callitriche verna</i>	<i>Chimaphila umbellata</i>	<i>Prunella vulgaris</i>
<i>C. polymorpha</i>	<i>Pyrola chlorantha</i>	<i>Galeopsis bifida</i>
<i>C. autumnalis</i>	<i>P. rotundifolia</i>	<i>Stachys silvatica</i>
<i>Empetrum nigrum</i>	<i>P. media</i>	<i>St. palustris</i>
<i>Hypericum hirsutum</i>	<i>P. minor</i>	<i>Calamintha Acinos</i>
<i>H. quadrangulum</i>	<i>P. secunda</i>	<i>Clinopodium vulgare</i>
<i>H. perforatum</i>	<i>P. uniflora</i>	<i>Origanum vulgare</i>
<i>Helianthemum Chamaecistus</i>	<i>Monotropa Hypopitys</i>	<i>Thymus Serpyllum</i>
<i>Viola uliginosa</i>	<i>M. v. glabra</i>	<i>Lycopus europaeus</i>
<i>V. palustris</i>	<i>Ledum palustre</i>	<i>Mentha litoralis</i>
<i>V. mirabilis</i>	<i>Andromeda polifolia</i>	<i>M. arvensis</i> (coll.)
<i>V. Riviniana</i>	<i>Arctostaphylos uva ursi</i>	<i>Solanum Dulcamara</i>
<i>V. rupestris</i>	<i>Vaccinium vitis idaea</i>	<i>Verbascum Thapsus</i>
<i>V. canina</i>	<i>V. Oxycoccus</i>	<i>Linaria vulgaris</i>
<i>V. montana</i>	<i>V. microcarpum</i>	<i>Scrophularia nodosa</i>
<i>V. stagnina</i>	<i>V. uliginosum</i>	<i>Limosella aquatica</i>
<i>V. tricolor</i>	<i>V. Myrtillus</i>	<i>Veronica longifolia</i>
<i>Peplis Portula</i>	<i>Calluna vulgaris</i>	<i>V. spicata</i>
<i>Lythrum Salicaria</i>	<i>Primula veris</i>	<i>V. serpyllifolia</i>
<i>Epilobium montanum</i>	<i>Pr. farinosa</i>	<i>V. arvensis</i>
<i>E. collinum</i>	<i>Androsace septentrionalis</i>	<i>V. verna</i>
<i>E. palustre</i>	<i>Samolus Valerandi</i>	<i>V. scutellata</i>
<i>Chamaenerium angustifolium</i>	<i>Lysimachia vulgaris</i>	<i>V. Beccabunga</i>
<i>Circaea alpina</i>	<i>Naumburgia thyrsiflora</i>	<i>V. Chamaedrys</i>
<i>Myriophyllum verticillatum</i>	<i>Trientalis europaea</i>	<i>V. officinalis</i>
<i>M. spicatum</i>	<i>Glaux maritima</i>	<i>Melampyrum cristatum</i>
<i>Hippuris vulgaris</i>	<i>Centaureon Erythraea</i>	<i>M. nemorosum</i>
<i>H. tetraphylla</i>	<i>C. pulchellum</i>	<i>M. pratense</i>
<i>Sanicula europaea</i>	<i>Gentiana campestris*suecica</i>	<i>M. silvaticum</i>
<i>Anthriscus silvestris</i>	<i>G. uliginosa</i>	<i>Euphrasia brevipila</i>
<i>Torilis Anthriscus</i>	<i>G. Amarella *lingulata</i>	<i>E. tenuis</i>
<i>Cicuta virosa</i>	<i>G. *axillaris</i>	<i>E. curta</i>
<i>Carum carvi</i>	<i>Menyanthes trifoliata</i>	<i>E. gracilis</i>
<i>Pimpinella Saxifraga</i>	<i>Cynanchum Vincetoxicum</i>	<i>Odontites simplex</i>
<i>Aegopodium podagraria</i>	<i>Calystegia sepium</i>	<i>Rhinanthus major</i>
<i>Oenanthe aquatica</i>	<i>Myosotis scorpioides</i>	<i>Rh. minor</i>
<i>Athamanta Libanotis</i>	<i>M. caespitosa</i>	<i>Pedicularis palustris</i>
	<i>M. laxa</i>	<i>Lathraea Squamaria</i>
		<i>Pinguicula vulgaris</i>
		<i>Utricularia vulgaris</i>

<i>Utricularia intermedia</i>	<i>Campanula latifolia</i>	<i>Tussilago Farfara</i>
<i>U. minor</i>	<i>C. rotundifolia</i>	<i>Senecio silvaticus</i>
<i>Plantago major</i>	<i>C. persicifolia</i>	<i>Carlina vulgaris</i>
<i>Pl. media</i>	<i>Jasione montana</i>	<i>Arctium nemorosum</i>
<i>Pl. lanceolata</i>	<i>Lobelia Dortmanna</i>	<i>Circium lanceolatum</i>
<i>Pl. maritima</i>	<i>Eupatorium cannabinum</i>	<i>C. palustre</i>
<i>Litorea uniflora</i>	<i>Solidago virgaurea</i>	<i>C. heterophyllum</i>
<i>Asperula odorata</i>	<i>Aster Tripolium</i>	<i>C. arvense</i>
<i>Galium Aparine</i>	<i>Erigeron acris</i>	<i>Centaurea Scabiosa</i>
<i>G. uliginosum</i>	<i>Filago arvensis</i>	<i>C. Jacea</i>
<i>G. palustre</i>	<i>Antennaria dioica</i>	<i>Hypochaeris maculata</i>
<i>G. trifidum</i>	<i>Inula salicina</i>	<i>Leontodon autumnalis</i>
<i>G. boreale</i>	<i>Bidens tripartita</i>	<i>Taraxacum officinale</i>
<i>G. verum</i>	<i>B. cernua</i>	(coll.)
<i>Linnaea borealis</i>	<i>Achillea Millefolium</i>	<i>Sonchus arvense</i>
<i>Adoxa Moschatellina</i>	<i>Matricaria inodora</i> *ma-	<i>Lactuca muralis</i>
<i>Valerianella olitoria</i>	ritima	<i>Crepis tectorum</i>
<i>Valeriana officinalis</i>	<i>Chrysanthemum Leucan-</i>	<i>Cr. praemorsa</i>
<i>Succisa pratensis</i>	themum	<i>Cr. paludosa</i>
<i>Knautia arvensis</i>	<i>Tanacetum vulgare</i>	<i>Hieracium Pilosella</i>
<i>Campanula glomerata</i>	<i>Artemisia vulgaris</i>	<i>H. umbellatum</i>
<i>C. Trachelium</i>	<i>A. campestris</i>	

Zu den ursprünglichen Arten Ålands gehören vielleicht ferner die unten genannten, über deren Heimatsrecht ich mir jedoch bisher keine bestimmte Vorstellung zu bilden vermocht habe: *Juncus compressus*, *Rumex domesticus*, *Herniaria glabra*, *Geranium palustre*.

Von den obigen Arten tritt *Juncus compressus* auf Åland wie anderswo in Finnland vor allem auf Kulturboden (besonders an weniger benutzten Wegen) auf; sie ist jedoch an einigen Stellen auch spärlich an Ufern von Salz- und Süßwasser angetroffen worden. — *Rumex domesticus* ist ausser auf angebautem Land bisweilen auch in einem oder dem anderen Individuum an Ufern, sogar weit draussen in dem unbewohnten Schärenarchipel anzutreffen. Da die Individuen immer äusserst spärlich sind, scheint es mir nicht ausgeschlossen, dass die Art hier okkasionell ist. — *Herniaria glabra*, die vor allem auf Kulturboden auftritt, kommt in Eckerö: Storby auf Felsbuckeln (bergknallar) auch recht weit von Kulturboden entfernt vor. — *Geranium palustre* ist vom Verf. 1899 in spärlichen Exemplaren in Jomala: Brändö (bei Ramsholm) angetroffen worden. Da der Fundplatz bei Kulturboden liegt und die Art in benachbarten Teilen von Schweden und Finnland nicht vorkommt, dürfte sie auf Åland am ehesten zufällig hereingekommen sein.

Unter den Arten des Verzeichnisses auf S. 46—51 sind auch einige, deren Ursprünglichkeit möglicherweise in Frage gestellt werden kann: So tritt *Geranium dissectum* meistens auf Kulturboden auf. Sie ist jedoch auch an ganz natürlichen Standorten, u. a. auf einer unbewohnten Insel angetroffen worden (vgl. 1915, II, S. 371). — Für *Centaurea Scabiosa* liegen sämtliche Fund-

plätze in oder nahe bei Dorfschaften; die Standorte sind jedoch oft natürliche Hügelwiesen (a. a. O., S. 459). — Wegen *Scleranthus annuus*, *Dianthus deltoides* sowie *Myosotis arvensis* siehe 1915, S. 290, 294 und 416. — *Carlina vulgaris* tritt am häufigsten auf kulturbeeinflusstem Boden (oft Weideland) auf, siehe a. a. O., S. 457.

Auch das Vorkommen der unten angeführten Arten sei mit einigen Worten beleuchtet: *Ribes rubrum* v. *pubescens* ist vom Verf. spärlich in einigen Ufergebüsch angetroffen worden; da sämtliche Fundplätze in der Gegend von angebautem Gelände liegen, habe ich die Ursprünglichkeit der Art lange in Zweifel gezogen. — *Humulus Lupulus* wird von BERGROTH (1894, S. 61) u. a. von zwei unbewohnten Inseln im Kirchspiel Brändö (Bärgholm und Brändholm) sowie von dem unbewohnten Ingersholm in Kumlinge (daneben auch von Kumlingeland) angeführt. — *Urtica dioica* hat ohne Zweifel, auch auf Gelände, dessen Vegetation im grossen ganzen ursprünglich erscheint, in der Mehrzahl der Fälle den Menschen begleitet. Ich habe die Art jedoch (z. B. auf Ådö in Kumlinge) in Ufergebüsch angetroffen unter Verhältnissen, die ihre Ursprünglichkeit an dem Platze, wie es scheint, nicht in Zweifel zu ziehen erlauben. Auch *Stellaria media*, die ja den Menschen allgemein begleitet, tritt auf Åland hier und da, wie es scheint, völlig spontan auf; vor allem ist sie an Meeresufern, oft in Tang zu finden. — *Aquilegia vulgaris* ist vom Verf. auf Laubwiese in Jomala: Möckelö und Ölverby sowie in Geta: Möckelgräs angetroffen. — *Cirsium lanceolatum* ist ganz sicher an manchem Meeresufer ursprünglich; doch tritt die Art hier stets in bemerkenswert spärlichen Exemplaren auf. — *Tussilago Farfara* ist auf Åland auf quellerreichem Boden ursprünglich angetroffen (Jomala: Löfdal); auf ähnlichem Boden ist ihr Verf., gleichfalls offenbar ursprünglich, auf Sibbo: Löparö in Nyland begegnet. Ihr Vorkommen ist also dasselbe, das LINKOLA für Ladoga-Karelien angegeben hat (1924). — Für *Fritillaria Meleagris* sei auf des Verf. Aufsatz »Om Convolvulus sepium L. och Fritillaria Meleagris L. i Finland» (1919) verwiesen. — *Aegopodium podagraria* ist in den Laubwiesenstudien des Verf. als eingewandert betrachtet worden (1915, S. 53, 148, 399). Diese Auffassung ist zu berichtigen. Die genannten Laubwiesenstudien gründeten sich vor allem auf die Schärengelände von Åland, wo die Art sehr selten ist. Auf Fasta Åland hat sie dagegen eine recht weite Verbreitung und tritt völlig ursprünglich auf mancher Laubwiese, wenn auch fast immer nur in kleineren Gruppen auf. — *Geranium pratense* ist vom Verf. 1919 und 1923 in Sottunga bei Stackvik angetroffen worden. Sie tritt hier dutzendweise in schönen Exemplaren auf einem natürlichen Laubwiesenabhang beispielsweise mit *Geranium silvaticum* auf. Obwohl nichts im Auftreten der Art andeutet, dass sie in der Vegetation nicht völlig eingebürgert wäre, habe ich lange gezögert, sie als ursprünglich anzuführen, da der beschränkte Fundplatz dicht bei einem der Hafenplätze der Dörfer von Sottunga liegt. Im übrigen habe ich die Art nur in einem Garten in Hammarland: Frebby angetroffen.

Von den Arten der Landschaft sind 324 zu der sog. Laubwiesenvegetation im weiteren Sinn gerechnet (1915, S. 31, 47, 49–54).¹⁾ Viele von

¹⁾ Hierbei ist *Orchis incarnata* **cruenta* als Art mitgerechnet worden. *Euphra-*

diesen gehören auch diesem oder jenem anderen Formationstypus der Landschaft an. Schliesst man die Nadelwaldvegetation ein, so kommen 27 Arten hinzu. Die gesamte Artensumme der Nadelwaldvegetation wird in meinen Nadelwaldstudien (1922, S. 13) zu 58 fixiert. Rechnet man die Arten der Meeresufer mit, so erhöht sich die Zahl noch um etwa 70. Zu der Flora der Meeresufer werden hierbei insgesamt ca. 90 Arten gerechnet. Unter dem Begriff Meeresufer werden die Standortstypen des Meeresufers zusammengefasst, die bei Hochwasser unter Wasser stehen, sowie die Uferfelsen; zu der Flora der Meeresufer werden ausserdem *Phragmites communis*, *Scirpus maritimus* und *Sc. Tabernaemontani* gestellt, die die Vegetation des Meeresufers

sia brevipila und *E. curta* andererseits wurden unter *E. officinalis* coll. zusammengefasst.

Aufgrund erneuter Studien bin ich geneigt, noch die unten genannten Arten zu der Laubwiesenvegetation zu stellen. Wegen einiger von ihnen s. des Verf. Laubwiesenstudien (1915, Artenverzeichnis) und Nadelwaldstudien (1922, S. 15 und Artenverzeichnis).

<i>Daphne Mezereum</i>	<i>Lycopodium annotinum</i>	<i>P. minor</i>
<i>Dryopteris dilatata</i>	<i>Polygonum dumetorum</i>	<i>P. secunda</i>
<i>Dr. Linneana</i>	<i>Chelidonium majus</i>	<i>Calystegia sepium</i>
<i>Pteridium aquilinum?</i>	<i>Erysimum hieracifolium</i>	<i>Scutellaria hastifolia</i>
<i>Botrychium ramosum</i>	<i>Geranium pratense</i>	<i>Valerianella olitoria</i>
<i>B. simplex</i>	<i>Viola montana</i>	<i>Filago arvensis</i>
<i>Equisetum arvense</i>	<i>Torilis Anthriscus</i>	<i>Senecio silvaticus</i>
<i>E. pratense</i>	<i>Aegopodium podagraria</i>	<i>Crepis tectorum</i>
<i>Lycopodium Selago</i>	<i>Pyrola rotundifolia</i>	

Zu derselben Kategorie gehören vielleicht ferner: *Carex vaginata* (vom Verf. in spärlichen Exemplaren auf Laubwiese in Lemland: Granö und in Hammarland: Frebbenby an einer Lokalität angetroffen, die möglicherweise auch am nächsten unter diese Kategorie fällt), *Gentiana amarella* **axillaris* (Viehweide in Laubwald in Finström, Emkarby 1920), *Lactuca muralis* (diese für fruchtbare Nadelwälder kennzeichnende Art ist bisweilen auf Laubwiesen, beispielsweise in Sottunga, anzutreffen; vgl. 1922, S. 108), *Hieracium umbellatum* sowie folgende Arten, deren Ursprünglichkeit auf Åland Verf. lange in Zweifel gezogen hat: *Ribes rubrum* var. *pubescens*, *Aquilegia vulgaris* (vgl. S. 52), und *Chelidonium majus* (steinige Hügelwiesen und Felsabsätze, aber in der Regel auf etwas kulturbeeinflussten Plätzen, oft bei Anhäufungen von Reisig u. dgl.; die Art ist stark von der Kultur begünstigt). Hierher sind wahrscheinlich auch folgende seltenen Arten zu zählen, die Verf. jedoch nicht auf Åland beobachtet hat (vgl. 1917, S. 606 = 1922 B., S. 111): *Aira praecox*, *Carex montana*, *Botrychium lanceolatum*, *B. boreale*, *Asplenium Ruta muraria*, *Humulus Lupulus*, *Alliaria officinalis*. (Wegen der vier letzteren s. BERGROTH 1894, S. 52, 53, 61, 65.)

in Beständen in das seichte Wasser hinaus fortzusetzen pflegen und oft auch die äussersten Teile des Ufers einnehmen.

Die Artenzahl von 650 für ein Landareal von nur 1426,1 km² (Suomenmaa II. Ahvenanmaan lääni, 1920, S. 3) erscheint für nordische Verhältnisse bemerkenswert hoch, zumal wenn man bedenkt, dass ein wesentlicher Teil dieses Areals von sterilen, pflanzenarmen Böden gebildet wird.¹⁾

Die entsprechenden Zahlen für die mehrmals grösseren naturgeschichtlichen Gebiete Regio aboënsis (ca. 8,100 km²) und Nylandia (ca. 11,300 km²), die in bezug auf die allgemeinen Bedingungen des Pflanzenlebens in mancher Hinsicht (u. a. durch ihre Salzwasserküste) an Åland erinnern, schätze ich auf 644 bzw. 630. Hierbei sind sämtliche mit Åland gemeinsamen Arten auch in den genannten kontinentalen Provinzen als ursprünglich betrachtet. Dies ist jedoch sicher nicht für alle der Fall.

Für die Gegenden nördlich des Ladogasees rechnet LINKOLA (1921, S. 483) 734 Arten, darunter 529 ursprüngliche. Das Areal des betreffenden Gebietes ist viel grösser als dasjenige Ålands, ca. 11,000 km². Für sein sog. Ladogagebiet (ungefähr ein Drittel des ganzen Areals) zählt Linkola 717 Arten, darunter 516 ursprüngliche. Das Gebiet Linkolas liegt indes nördlicher als Åland und ist in bezug auf das Klima kontinentaler, auch fehlt ihm die Salzwasserküste. Verf. hat seine Begrenzung des Begriffs ursprüngliche Arten und diejenige Linkolas nahe übereinstimmend gefunden.

Mit Gotland stellt sich ein Vergleich sehr lehrreich. Die Landschaft ist wie Åland sehr gut untersucht.

Gotland ist von altersher wegen seiner artenreichen Flora bekannt. In seiner bekannten Arbeit »Hufvuddragen af Gotlands växttopografi och växtgeografi grundade på en kritisk behandling af dess kärnväxtflora«, 1897, verzeichnet K. JOHANSSON im ganzen 1,003 Arten. Zieht man hiervon 93 Hieracia (alle ausser *H. Pilosella* und *H. umbellatum*) ab, so bleiben 910 Arten

¹⁾ Nach dem Sammelwerk Suomenmaa. II. Ahvenanmaan lääni, redigiert von den Professoren J. E. ROSBERG, KUSTAVI GROTEFELT und KAARLO HILDEÉN, bestehen (S. 3) 125,907,8 ha (88,5 %) von dem Landareal Ålands (im Jahre 1910) in Wäldern und Impediment. Von dem übrigen Areal kommen 6,556,2 ha (4,6 %) auf natürliche Wiesen, 9,751,0 ha auf Äcker, 66,4 ha auf Gärten, 16,6 ha auf Brandflächen. Im ganzen beträgt der angebaute Boden 6,9 %. Nach HEIKINHEIMO (1915, Beilage I, S. 5) dürften auf den produktiven, unversumpften Waldboden ca. 70,000 ha entfallen. Das Areal des Impediments ist also sehr gross. Dieses Unland ist zum überwiegenden Teil sehr pflanzenarmer, mit lichtstehenden und knorrigen Kiefern bewachsener Fels (vgl. 1922, S. 40) oder felsige waldlose Inselchen im Schärenarchipel.

übrig. Von dieser Zahl können als Einwanderer ca. 230 Arten abgerechnet werden. Es bleiben also ursprüngliche Arten in einer Zahl von etwa 680 (vgl. a. a. O. S. 39—43, 56). Da aber Johansson als Unterarten einige Formen aufgenommen hat, die in meinem Verzeichnis als Arten gelten, muss die eben angegebene Zahl 680, um mit der entsprechenden für Åland verglichen werden zu können, auf ca. 700 erhöht werden. Die auf diese Weise vorgenommene Begrenzung der ursprünglichen Arten ist jedoch kaum so streng wie die von mir durchgeführte.

Das Areal Gotlands beträgt 31,58 neue Quadratmeilen (a. a. O., S. 57) = 3,158 km²; es ist also mehr als doppelt so gross wie dasjenige Ålands. Seine Lage ist eine viel südlichere, sein Klima ein wesentlich milderer. Gotland weist der Hauptsache nach sämtliche auf Åland vertretenen Standortstypen auf (doch kein Urgebirge und Teiche und Seen in geringerer Menge). Hinzu kommen auf Gotland die pflanzenreichen Kalkbrüche und die in ihrer Flora so bemerkenswerten Kalkfelsböden (Alvarböden). *Es erscheint daher überaus bemerkenswert, dass Åland die so grosse Zahl von 650 ursprünglichen Arten gegen ca. 700 auf Gotland zählt.* Der Unterschied ist ja auffallend unbedeutend, — etwa fünfzig Arten. Auf Åland gibt es nicht weniger als etwa 100 Arten, die auf Gotland fehlen.

Aufgrund der hier angestellten Vergleiche dürfte konstatiert werden können, dass Åland eine für sein Areal und seine geographische Lage recht artenreiche Flora besitzt. Ålands Flora ist in mancher Hinsicht bemerkenswert. Die bedeutende Anzahl südlicher Elemente hat unter anderem schon lange die Aufmerksamkeit der Botaniker auf sich gelenkt. *Die hohe Artenzahl stellt jedoch ohne Zweifel einen der hervorstechendsten Züge in dem pflanzengeographischen Charakter Ålands dar.*

Worin findet diese bemerkenswert hohe Artenzahl ihre Erklärung? Diese Frage stellt sich ungesucht zur Beantwortung auf.

Man hat die bedeutende Artenzahl von Åland im allgemeinen mit dem milden insularen Klima nebst dem vielerorts herrschenden fruchtbaren kalkhaltigen Boden und den wechselvollen Standortverhältnissen in Zusammenhang gebracht.¹⁾ Hier gibt es reichlich Mischlaubwälder (Laubwiesen), Nadelwälder, Felsen, Moore, Meeresufer, Salz- und Süsswasser. — Offenbar haben auch alle diese Umstände, nicht zuletzt der kalkhaltige Boden, sowie das günstige Klima mächtig eingewirkt. Ausser ihnen haben jedoch zweifelsohne auch andere Faktoren beigetragen, die weniger handgreiflich

¹⁾ Siehe z. B. J. P. NORRLIN: »Naturen och växtligheten» im »Atlas öfver Finland», 1910, Kartenblatt Nr. 20. Floran och vegetationen, S. 21.

sind und daher nicht die nötige Beachtung gefunden haben. Einige werden im folgenden betrachtet werden. Wenigstens teilweise dürften sie von allgemeinerem pflanzengeographischen Interesse sein und Tragweite über Åland hinaus besitzen.

Die betreffenden Umstände sind: *eine günstige geographische Lage, dies sowohl in bezug auf den Abstand an sich von Gebieten mit einer artenreichen Flora als auch in bezug auf die Exposition für die Besäung; die seit Jahrtausenden vor sich gehende säkulare Landhebung; der Schärenarchipelcharakter der Landschaft; der mosaikartig zersplitterte Landschaftscharakter.*

Es ist natürlich nicht leicht, den relativen Einfluss, den jeder der obigen Faktoren ausgeübt hat, zu wägen oder ihren relativen Anteil im Vergleich mit anderen auf die åländische Pflanzenwelt einwirkenden Umständen, vor allem dem insularen Klima und dem Kalkgehalt des Bodens, festzustellen (siehe das Vorwort). Diese letzterwähnten Faktoren hoffe ich ein andermal eingehender behandeln zu können.

Was im folgenden als Ursache der hohen Artenzahl von Åland angeführt wird, gilt ohne Zweifel in weitem Umfang (und teilweise in noch höherem Grade als für Åland) von dem *uppländischen Schärenarchipel* und seiner ausserordentlich artenreichen Pflanzenwelt. Die auf Åland herrschenden geographischen und klimatischen Verhältnisse haben in mehreren bedeutungsvollen Beziehungen ein Gegenstück in diesem Teil von Schweden. In den edaphischen und Vegetationsverhältnissen herrscht grosse Übereinstimmung; so ist kalkhaltiger Boden in beträchtlicher Menge vorhanden, eine Laubwiesenvegetation ist reichlich vertreten. Das Gebiet ist wie Åland in eine Unzahl grösserer und kleinerer Inseln und Schären zersplittert. Es herrscht eine Jahrtausende fortdauernde säkulare Landhebung. Der Landschaftscharakter ist stark gesplittert. — Über die Flora des uppländischen Schärenarchipels gewinnt man eine detaillierte Vorstellung aus dem Werke »Stockholmstraktens växter«, 1914. Wie das Gebiet »Stockholmstrakten« begrenzt worden ist, umfasst es 462,233 ha = 4622,83 km² (a. a. O. S. IX, XXXII). Es ist also ca. 3 mal grösser als Åland und bedeutend grösser als Gotland. Die Gesamtzahl der Gefässpflanzen beträgt 1,156, worunter 348 »als durch den Menschen eingeführt gelten dürfen« (a. a. O. S. XLVI). Die Abgrenzung des Begriffs »eingeführt« ist jedoch nicht nach demselben strengen Grundsatz wie für Åland vorgenommen. Es ist für den Verf., der sich nur auf eine relativ oberflächliche Bekanntschaft mit dem Schärenarchipel von Stockholm stützen kann, schwer, unter den 808 als nicht eingeführt angegebenen Arten diejenigen zu eliminieren, die nicht in dem Sinn ursprünglich sind, der für Åland normgebend

geworden ist.¹⁾ Jedenfalls kann aber festgestellt werden, dass das Gebiet »Stockholmstrakten« mindestens etwa 100 ursprüngliche Arten mehr als Åland und mithin seltsamerweise auch beträchtlich mehr als Gotland zählt. Ein Vergleich sei auch mit dem östlichsten der sechs Hauptgebiete, in die »Stockholmstrakten« eingeteilt ist, d. h. mit dem sog. »Schärenarchipelgebiet« angestellt. Dessen Areal ist kleiner als das von Åland, aber das Gebiet ist im N und S stark ausgezogen (ca. 120 km). Die Zahl der ursprünglichen Arten übersteigt die entsprechende Zahl von Åland um mindestens etwa 60; dieses Schärengebiet ist also ebenso artenreich wie Gotland. — In bezug auf die Bedingungen für die Bewachsung ist die Lage des uppländischen Schärenarchipels zweifelsohne günstiger als diejenige Ålands. Es sei hier hervorgehoben, dass Åland nur etwa zehn ursprüngliche Arten zählen dürfte, die nicht in »Stockholmstrakten« angetroffen worden sind.

2. Die Entfernung und die Exposition für die Bewachsung als pflanzengeographische Faktoren.

Åland liegt sichtlich sehr offen für eine südwestliche, d. h. von Süd- und Mittelschweden ausgehende Einwanderung einer Flora von südländischerem Gepräge und einem grösseren Artenreichtum als die sowohl in Finnland wie die in Skandinavien unter entsprechenden Breitengraden im allgemeinen herrschende. In sehr hohem Grade hat Åland denn auch Elemente aus dieser Flora aufgenommen. So ist die für die Landschaft bei einem Vergleich mit dem übrigen Finnland so kennzeichnende und artenreiche Laubwiesenvegetation ohne Zweifel ihren Hauptzügen nach aus Schweden eingewandert (vgl. 1921, S. 46—49).²⁾ In beachtenswert hohem Grad sind dabei

¹⁾ »Es ist jedoch nicht notwendig erschienen, Arten, die wie Unkräuter, Futterpflanzen, Pflanzen der Kulturgrenze seit langem Fuss gefasst haben, mögen sie auch ursprünglich vom Menschen eingeführt sein, besonders zu bezeichnen, zumal es in vielen Fällen grosse Schwierigkeiten bereitet, in dieser Hinsicht sicheren Aufschluss zu geben« (a. a. o. S. XV; Original schwedisch).

²⁾ In der angeführten Studie werden einige augenscheinliche Beweise für diese Behauptung vorgebracht. Es könnten noch andere erwähnt werden, doch lasse ich sie bis zu einer künftigen näheren Erörterung der Frage über die Einwanderung der Arten nach Åland beiseite. Hier sei die Aufmerksamkeit nur auf den Umstand gelenkt, dass zu der Zeit, wo die erste Einwanderung der åländischen Vegetation stattfand, nur Teile von Fasta Åland über das Meer hinausgehoben waren. Das damalige Åland war also weiter von dem übrigen Finnland geschieden als das heutige. Die Aussichten für eine Einwanderung aus Schweden waren mithin in vergangener Zeit sichtlich relativ noch bessere als gegenwärtig im Vergleich mit den entsprechenden Aussichten für eine Einwanderung aus Finnland.

auch spärlich vorkommende Elemente mitgefolgt. Als Beispiele seien genannt: *Rubus pruinosis*, *Rosa tomentosa*, *Aira praecox*, *Brachypodium silvaticum*, *Carex ornithopus*, *C. montana*, *Allium ursinum*, *Cypripedium calceolus*, *Ophrys muscifera*, *Orchis mascula*, *Herminium monorchis*, *Cephalanthera longifolia*, *Epipactis palustris*, *Sedum sexangulare*, *S. rupestre*, *Agrimonia odorata*, *Vicia lathyroides*, *Lathyrus niger*, *Geranium columbinum*, *Hypericum hirsutum*, *Viola stagnina*, *Athamanta Libanotis*, *Lathraea squamaria*, *Campanula latifolia*, *Arctium nemorosum*, *Crepis praemorsa*. Ähnlich dürfte es sich im grossen ganzen mit der Vegetation der Moore, Gewässer und Ufer verhalten. Von bemerkenswerten Arten seien angeführt: *Scirpus compressus*, *Carex paradoxa*, *C. vulpina*, *C. nemorosa*, *C. arenaria*, *C. remota*, *C. extensa*, *C. lepidocarpa*, *C. distans*, *C. pseudocyperus*, *C. riparia*, *Zostera marina*, *Potamogeton polygonifolius*, *P. crispus*, *P. mucronatus*, *Ruppia spiralis*, *R. rostellata*, *Najas marina*, *Spirodela polyrrhiza*, *Lemna gibba*, *Rumex hydrolapathum*, *Salsola Kali*, *Sagina maritima*, *Thalictrum simplex*, *Cochlearia danica*, *Trifolium fragiferum*, *Viola uliginosa*, *Mentha litoralis*, *Valerianella olitoria*, *Eupatorium cannabinum*.

Wenn ich auch in meiner obenerwähnten Studie mit einer hauptsächlichen Einwanderung nach Åland von Schweden her gerechnet habe, setze ich doch (a. a. O., S. 49) für eine Anzahl Arten die Möglichkeit einer *Einwanderung von Osten*, von Finnland her, für einige Arten die Möglichkeit einer Einwanderung sowohl von Osten als von Westen voraus. Besonders für Kökar scheint es nicht ausgeschlossen, dass eine Rekrutierung bis zu einem gewissen Grade vom Baltikum und dem Schärenarchipel von Korpo im Eigentlichen Finnland erfolgt ist. Das letztere ist ohne Zweifel u. a. mit der Strandpflanze *Crambe maritima* der Fall, die vielerorts im östlichen Schärenarchipel des Kirchspiels auf Sandbänken auftritt; in Korpo besitzt die Art eine weite Verbreitung. Von Kökar (wahrscheinlich) ist sie nach einer vereinzelter Lokalität in Föglö (nur ein einziges Individuum auf Klåfskär: Sandklobb) und in Sotunga (Sandskär, jetzt, wahrscheinlich durch weidende Schafe, verschwunden) gelangt; sonst ist sie aus Åland unbekannt. Auch in dem am weitesten nach Osten gelegenen Brändö ist augenscheinlich eine Einwanderung von dem Eigentlichen Finnland her zu verspüren, eine wie starke, kann ich jedoch bisher nicht feststellen. In einem späteren Aufsatz gedenke ich die Frage nach der pflanzengeographischen Ostgrenze Ålands in Angriff zu nehmen, wobei ich mich für Brändö und die übrigen östlichen Grenzkirchspiele Ålands sowie auch für die angrenzenden Teile des Eigentlichen Finnland interessieren werde. Vielleicht wird es sich am angemessensten zeigen, die pflanzengeographische Grenze der åländischen Inselwelt da zu ziehen, wo eine beträchtliche Einwanderung von Osten der von Westen und Südwesten kommenden begegnet.

Wendet man einen solchen Gesichtspunkt an, so wird es sich möglicherweise als motiviert erweisen, mit Åland gewisse der nächstgelegenen Inselgruppen östlich der Verwaltungsgrenze (also im Bereich von Iniö, Houtskär, Korpo) zu ei-

nem *Schärenarchipelgebiet von Südwestfinnland* zu vereinigen. Wenn ich hier auf eine Einwanderung von Osten her nach dem Schärenarchipel von Südwestfinnland deute, so sind damit nicht nur Arten offenbar östlicher Einwanderung nach Finnland gemeint. Einige Arten westlichen Ursprungs im südwestlichen Teil des kontinentalen Finnlands sind ganz sicher direkt von Schweden, also nicht über Åland eingewandert, und zwar z. T. zu einer Zeit, wo sich Åland noch nicht nennenswert über das Meer erhoben hatte. (Wahrscheinlich ist das beispielsweise mit *Avena pratensis*, *Carex caryophylla*, *Euphrasia gracilis* der Fall gewesen.) In dem Masse, wie sich das Eigentliche Finnland gehoben und die Küste nach Westen und Südwesten verschoben hat und der heutige Schärenarchipel von Åbo aus dem Meere aufgestiegen ist, hat für mehrere dieser Arten offenbar eine Rückwanderung gegen Westen nach den neuen Landgebieten stattgefunden. (Vielleicht hat diese Wanderung in einem oder dem anderen Fall Åland erreicht.) Die letzteren haben indessen auch einer Einwanderung von Westen her (in grösserem oder kleinerem Umfang über Åland) offengestanden. Da die meisten Arten des Eigentlichen Finnland auch auf Åland und in den nächstgelegenen Teilen von Schweden zu finden sind, ist es natürlich in den meisten Fällen sehr schwierig, für den Schärenarchipel von Åbo zu entscheiden, wo eine Art westlichen, wo östlichen Ursprungs und wo sie möglicherweise von beiden Seiten her eingewandert ist. Man wird ganz gewiss darauf hingewiesen sein, sein Urteil über die Einwanderungswege der Vegetation zu einer gewissen Inselgruppe auf den grösseren oder kleineren Anteil an der Vegetation von Arten ganz deutlicher östlicher oder westlicher Einwanderung zu basieren.

Oben wird, zunächst für das am weitesten im SE gelegene Kökar, die Möglichkeit einer gewissen Einwanderung auch aus dem Baltikum nach Åland vorausgesetzt. Zieht man die bedeutenden Ähnlichkeiten zwischen der Flora von Åland und Estland und die nicht allzu grosse Entfernung dieser Länder in Betracht, so kann die Wahrscheinlichkeit einer solchen Einwanderung zunächst recht bedeutend erscheinen. Indessen scheinen viele Umstände darauf zu deuten, dass eine solche Einwanderung nicht in erwähnenswerterem Grade stattgefunden hat. So treten auf Åland mehr oder weniger häufig eine ganze Anzahl Arten auf, die in Estland gar nicht oder nur spärlich, aber in den nächstgelegenen Teilen von Schweden allgemein vorkommen. (Wie auf S. 57 hervorgehoben, dürften bloss etwa zehn der åländischen Arten in »Stockholmstrakten« fehlen.) Andererseits zählt Estland eine bemerkenswert grosse Anzahl mehr oder weniger allgemein vorkommender Arten, die auf Åland vermisst werden. Das Fehlen aller dieser Arten wäre kaum erklärlich, wenn eine Einwanderung in grösserem Massstab von Estland nach Åland erfolgt wäre.

In bezug auf die Frage nach den Einwanderungswegen der Arten nach Finnland sei verwiesen auf A. K. CAJANDER: »Zur Kenntnis der Einwanderungswege der Pflanzenarten nach Finland«, 1921, eine Schrift, die die Hauptpunkte der finnisch abgefassten Studie desselben Verfassers: »Kasvien vaellusteistä Suomeen«, 1914, wiedergibt. Die Frage der pflanzengeographischen Ostgrenze von Åland wird von BERGROTH (1894) erörtert, der sie jedoch offen gelassen hat. BERGROTH vereinigt mit Brändö (Åland) die Dörfer Äselholm, Äppelö und »möglicherweise« Nätö der Kirchspiele Iniö und Houtskär im Eigentlichen Finnland (Regio aboënsis).

Bevor ich weiter gehe, dürfte es angebracht sein, hier die mehr hervortretenden von den Arten aufzuzählen, die der äländischen Flora ihr hervorstechendes südliches Gepräge verleihen:

<i>Taxus baccata</i>	<i>Sorbus fennica</i>	<i>Rosa canina</i>
<i>Quercus robur</i>	<i>Mespilus monogyna</i>	<i>R. tomentosa</i>
<i>Ulmus scabra</i>	<i>M. curvisepala</i>	<i>Prunus spinosa</i>
<i>Cotoneaster integerrima</i>	<i>Rubus pruinosus</i>	<i>Rhamnus cathartica</i>
<i>Pyrus Malus</i>	<i>R. caesius</i>	<i>Fraxinus exelsior</i>
<i>Sorbus suecica</i>		
<i>Phleum Boehmeri</i>	<i>Carex vulpina</i>	<i>Carex extensa</i>
<i>Aira praecox</i>	<i>C. nemorosa</i>	<i>C. lepidocarpa</i>
<i>Avena pratensis</i>	<i>C. arenaria</i>	<i>C. Hornschuchiana</i>
<i>Sesleria coerulea</i>	<i>C. remota</i>	<i>C. distans</i>
<i>Brachypodium silvaticum</i>	<i>C. caryophyllea</i>	<i>C. riparia</i>
<i>Scirpus compressus</i>	<i>C. montana</i>	<i>C. hirta</i>
<i>Carex pulicaris</i>	<i>C. glauca</i>	<i>Luzula campestris</i>
<i>Potamogeton polygonifolius</i>	<i>Lepidium latifolium</i>	<i>Geranium dissectum</i>
<i>P. crispus</i>	<i>Cochlearia danica</i>	<i>G. columbinum</i>
<i>P. mucronatus</i>	<i>Alliaria officinalis</i>	<i>G. lucidum</i>
<i>Lemna gibba</i>	<i>Cakile maritima</i>	<i>Polygala vulgaris</i>
<i>Allium Scorodoprasum</i>	<i>Isatis tinctoria</i>	<i>Mercurialis perennis</i>
<i>A. ursinum</i>	<i>Crambe maritima</i>	<i>Hypericum hirsutum</i>
<i>Fritillaria Meleagris</i>	<i>Cardamine flexuosa</i>	<i>Helianthemum Chamaecistus</i>
<i>Polygonatum multiflorum</i>	<i>C. hirsuta</i>	<i>Viola uliginosa</i>
<i>Ophrys muscifera</i>	<i>Dentaria bulbifera</i>	<i>V. stagnina</i>
<i>Orchis mascula</i>	<i>Draba muralis</i>	<i>Sanicula europaea</i>
<i>O. sambucina</i>	<i>Arabis hirsuta</i>	<i>Torilis Anthriscus</i>
<i>O. incarnata</i>	<i>Sedum album</i>	<i>Oenanthe aquatica</i>
<i>Herminium monorchis</i>	<i>S. sexangulare</i>	<i>Athamanta Libanotis</i>
<i>Platanthera montana</i>	<i>S. rupestre</i>	<i>Laserpitium latifolium</i>
<i>Cephalanthera longifolia</i>	<i>Saxifraga tridactylites</i>	<i>Primula farinosa</i>
<i>Epipactis palustris</i>	<i>S. granulata</i>	<i>Samolus Valerandi</i>
<i>Neottia nidus avis</i>	<i>Fragaria viridis</i>	<i>Gentiana uliginosa</i>
<i>Rumex hydrolapathum</i>	<i>Potentilla minor</i>	<i>Cynanchum Vincetoxicum</i>
<i>Suaeda maritima</i>	<i>P. reptans</i>	<i>Calystegia sepium</i>
<i>Salsola Kali</i>	<i>Filipendula hexapetala</i>	<i>Mentha litoralis</i>
<i>Cerastium glutinosum</i>	<i>Agrimonia odorata</i>	<i>Veronica spicata</i>
<i>C. semidecandrum</i>	<i>Trifolium fragiferum</i>	<i>V. Beccabunga</i>
<i>Sagina maritima</i>	<i>Anthyllis Vulneraria*eu-vulneraria</i>	<i>Melampyrum cristatum</i>
<i>Melandrium viscosum</i>	<i>Vicia lathyroides</i>	<i>M. nemorosum</i>
<i>Ranunculus bulbosus</i>	<i>Lathyrus niger</i>	<i>Euphrasia gracilis</i>
<i>R. circinnatus</i>	<i>Geranium sanguineum</i>	<i>Lathraea Squamaria</i>
<i>Corydalis intermedia</i>	<i>G. molle</i>	<i>Asperula odorata</i> /

<i>Gaium Aparine</i>	<i>Jasione montana</i>	<i>Arctium nemorosum</i>
<i>Valerianella olitoria</i>	<i>Eupatorium cannabinum</i>	<i>Crepis praemorsa</i>
<i>Campanula latifolia</i>		

Mehrere dieser Arten, die heute mehr oder weniger häufig (teilweise als Charakterpflanzen) oder spärlich auf Åland zu finden sind und der Vegetation und Flora desselben einen überraschend südländischen Zug verleihen, fehlen in Finnland sonst oder sind nur spärlich in dessen südwestlichen und südlichen Teilen anzutreffen (vor allem in der Provinz Regio aboënsis). Ganz sicher wären jedoch für eine ganze Anzahl auch hier, wie auf Åland, vielerorts gute Bedingungen zum Gedeihen vorhanden gewesen. Dass sie keinen Siedelplatz gefunden haben oder nur spärlich vorkommen, dürfte für manche am ehesten in dem *bedeutenden Abstand* bis zu den nächsten Verbreitungsherden in Schweden zu suchen sein. *Ihre Einwanderung wäre also an der bedeutenden Entfernung als pflanzengeographischem Faktor gescheitert.* — Andere Arten haben die geeigneten Böden vorher in Besitz genommen (vgl. 1917, S. 628—629 = 1922 B, S. 130—131).

Dass dies wirklich der Fall ist, dass der Grund also nicht in erster Linie, jedenfalls nicht allein, beispielsweise in klimatischen und Standortverhältnissen liegt, geht aus vielen Umständen hervor.

So gibt es unter den vielen südlichen Elementen Ålands mehrere, deren Verbreitungsgebiet — mit mehr oder minder zerstreuten Lokalitäten — sich tief nach Finnland hinein erstreckt: so wird *Lathyrus niger* an einer Anzahl Lokalitäten in Asikkala und bei Heinola in Tavastland angetroffen; *Geranium sanguineum* hat an der Südküste zerstreute Lokalitäten bis nach Borgå: Pörtö, 2 $\frac{1}{2}$ Meilen östlich von Helsingfors (Einwanderung aus Estland?), *Helianthemum Chamaecistus* ist seit langem von einer Lokalität in Janakkala (Tavastland) bekannt; *Viola uliginosa* kommt an einigen Lokalitäten in Vihtis (Regio aboënsis), in Nurmijärvi (Nylandia) und in Karkku (Satakunta) vor; *Viola stagnina* hat einzelne Fundorte (wahrscheinlich durch Einwanderung von Westen) in Lojo (Regio aboënsis), Karkku (Satakunta) und Pälkäne (Tavastia australis); *Melampyrum cristatum* kommt in Kalvola und Sääksmäki in Tavastland vor. Noch mehrere andere Beispiele könnten erwähnt werden. — Der Vegetationstypus, die Laubwiesenvegetation, wo mehrere der in Rede stehenden Elemente zuhause sind, bricht — wenn auch in mehr oder minder abgeschwächter Gestalt — weit nach Finnland ein. Ich habe beispielsweise Gelegenheit gehabt, ihn noch in Sibbo östlich von Helsingfors zu studieren. An geeigneten Standorten fehlt es durchaus nicht, wenn ihre Zahl auch im grossen ganzen abnimmt. Man hat den Eindruck, dass in sehr hohem Grad nur ein glücklicher Zufall den ausschlaggebenden begünstigenden Faktor

dargestellt hat, wenn es an einem gewissen Platz gerade einer gewissen südlicheren Art gelungen ist, das Bürgerrecht zu gewinnen. Es verdient vielleicht auch hervorgehoben zu werden, dass jedenfalls eine ganze Reihe hierhergehörige Arten auf diesen ihren Vorposten in vollständiger »ökologischer Harmonie« (vgl. SCHRÖTER 1913, S. 933) mit der Umgebung zu stehen scheinen. Sie treten also an den für die Art kennzeichnenden Standorten auf; die Individuen sind gut entwickelt, blühen und setzen Früchte an. Ein Anlass, Relikte aus einer günstigeren klimatischen Zeitperiode in ihnen zu vermuten, besteht jedenfalls für einen grossen Teil von ihnen nicht (vgl. die fesselnde Darstellung über Relikte bei SCHRÖTER 1913, S. 924—929).

Für die Richtigkeit dieser Hypothese über die Entfernung als den wirklichen Faktor finden wir eine Stütze, wenn wir die Verteilung der Arten auf Åland durchmustern. Die ganze Art des Vorkommens daselbst zeigt in vielen Fällen eine sukzessive Abnahme, je weiter nach Osten man fortschreitet, eine Abnahme, die in manchen Fällen alle Aussichten zu haben scheint, in einem vollständigen oder fast vollständigen Aufhören zu resultieren, bevor das kontinentale Finnland erreicht wird.

Dies habe ich in meiner Studie »Die Entfernung als pflanzengeographischer Faktor«, 1921, näher dargelegt. Ein kurzes Resümee enthält die vorliegende Arbeit S. 97. Die angeführte Studie weist zunächst nach und baut auf der Tatsache, dass die Artenzahl in der Laubwiesenvegetation — offenbar infolge des wachsenden Abstands von Schweden — sukzessiv nach Osten hin auf Åland abnimmt, und zwar auch da, wo die Standortverhältnisse und Lebensbedingungen im übrigen keine Veranlassung dazu zu geben scheinen. (Vgl. Kap. III der genannten Studie.)

Es braucht kaum hervorgehoben zu werden, dass sich die Entfernung als pflanzengeographischer Faktor nicht direkt mit dem Längenmass messen lässt. Sie ist ein Faktor von sehr relativer Art. Ihre Rangstufe beruht auf der Beschaffenheit des Terrains, über das eine Ausbreitung stattfinden soll, und wirkt daher mit wechselnder Stärke. Ein Abstand über ein Gebiet mit für eine gewisse Art oder Vegetation geeigneten Lokalitäten, sozusagen ein Gebiet mit geeigneten Ausbreitungsetappen, stellt begreiflicherweise ein Hindernis von anderer Rangstufe dar als ein ähnlicher Abstand über ein Terrain, wo keine Möglichkeiten zum Fussfassen vorhanden sind (z. B. Wasser für Landpflanzen), oder ein Terrain, wo sich dem Vorwärtstommen der Ausbreitungsmittel direkte Hemmnisse entgegenstellen. *Die Entfernung als pflanzengeographischer Faktor wirkt für eine Art im engsten Zusammenhang mit*

den sonstigen in höherem oder niederem Grade günstigen Bedingungen für die Ausbreitungsmittel, einen gegebenen Platz über die trennenden Flächen (Gewässer, Land, Standorte mit oder ohne Möglichkeiten, als vermittelnde Siedelstätten zu dienen) hinweg zu erreichen und daselbst der Entwicklung günstige Standorte zu finden.

Diese letzterwähnten Bedingungen für die Bewachung schaffen zusammen das, was ich *die Exposition des Ortes für die Bewachung* nennen möchte. In diesem Begriff ist hier also nicht der Abstand an sich bis zu dem Ort eingeschlossen.

Die Entfernung und die Exposition für die Bewachung als pflanzengeographische Faktoren sind selbstverständlich in vielen Fällen schwer auseinanderzuhalten. Die Entfernung als Faktor tritt natürlich am schärfsten bei sonst gleichen Bedingungen der Ausbreitung, d. h. bei derselben Exposition für die Bewachung hervor. Bei einem solchen Verhalten wird für eine Art eine gewisse grössere Entfernung natürlich zu einem grösseren Ausbreitungshindernis als eine kleinere. Ebenso tritt die Bedeutung der Exposition ganz natürlich am schärfsten bei gleicher Entfernung hervor. Bei Ausbreitung über eine gewisse Strecke werden die Voraussetzungen für die Bewachung selbstverständlich in demselben Masse bessere, wie die sonstigen Bedingungen der Ausbreitung vorteilhaftere werden.

Es ist offenbar, dass die Voraussetzungen für eine Flora, von einem gewissen Platz aus einen gewissen anderen in Besitz zu nehmen, nicht nur auf der absoluten Grösse der Entfernung und der grösseren oder geringeren Vorteilhaftigkeit der Exposition beruhen, sondern dass diese Voraussetzungen wesentlich auch durch *die grössere oder geringere Eignung des betreffenden Gebietes, konkurrierende Arten von anderen Seiten aufzunehmen, beeinflusst werden*. Die Entfernung als Faktor ist auch im Hinblick hierauf von sehr relativer Natur. Dass Åland, trotz der recht bedeutenden Entfernung, seine Flora zu einem so wesentlichen Teil von Schweden erhalten und von dort eine so beträchtliche Zahl von Arten aufgenommen hat, hängt offenbar damit zusammen, dass *die Landschaft, die eine Inselgruppe darstellt, in bezug auf die Besäung von anderer Seite her nicht vorteilhafter liegt*. Ein Vergleich zwischen Åland und der nyländischen Küste des Finnischen Busens mit Rücksicht auf die Bedingungen zur Entwicklung der beiderseitigen Flora liegt nahe. Während Åland von Schweden einen bedeutenden südlichen Einschlag in seiner Flora empfangen hat, ist dies in bemerkenswert unerheblichem Grade mit Nyland der Fall gewesen, welches doch für eine Besäung von dem artenreichen Silurgebiet Estlands her ebenso günstig liegt. Zieht man auch in Betracht, dass kalkhaltiger Boden in Nyland weniger als

auf Åland zur Verfügung steht und dass auch Differenzen im Klima herrschen, so erscheint es doch bemerkenswert, dass keine grössere Einwanderung der südlichen Elemente Estlands stattgefunden hat. Ohne Zweifel ist unter den dieses Verhalten erklärenden Momenten der zu beachten, dass das *nyländische Küstenland*, *jenachdem es sich aus dem Meere erhoben, augenscheinlich die grössten Aussichten besessen hat, in erster Linie Arten aus dem nächstgelegenen Binnenland aufzunehmen*. Die Konkurrenz hat sich also für die estländischen Elemente in Nyland schwieriger gestellt als für die schwedischen auf Åland. Wo eine oder die andere dieser Arten eingedrungen ist (z. B. *Ononis arvensis*), ist ihr Vorkommen auch spärlich geblieben.

Auf die Exposition für die Bewachsung als pflanzengeographischen Faktor werde ich weiter unten in dieser Studie bei der Durchmusterung der Verteilung der Arten auf Åland zurückkommen. Hier beschränke ich mich darauf festzustellen, dass die Lage Ålands sowohl in bezug auf den Abstand an sich bis zu einer artenreichen Vegetation in Schweden wie betreffs der Exposition für die Bewachsung offenbar günstig ist. *Ganz sicher haben diese vorteilhafte Exposition für die Bewachsung und die vergleichsweise mässige Entfernung wirksam zu der hohen Artenzahl von Åland beigetragen.*¹⁾

Wie schon früher hervorgehoben wurde (1921, S. 50), hat die Entfernung als pflanzengeographischer Faktor (abgesehen von den sehr grossen Strecken über Weltmeere, Wüsten, Steppen---) in der pflanzengeographischen Literatur kaum die nötige Beachtung gefunden. Dies ist auch durchaus erklärlich. Nur selten lässt sich ihre Wirkung offensichtlicher ablesen und mit Elimination sonstiger Faktoren messen. Selten steht man auch in einem pflanzen-

¹⁾ Es sei in diesem Zusammenhang bemerkt, dass die Vegetation in dem relativ spät vom Eis befreiten und aus dem Meer aufgestiegenen Fennoscandia ihr Gepräge offenbar in sehr hohem Grade sowohl in bezug auf die Zahl der Arten als auf deren *qualitative* Natur dadurch erhalten hat, dass der Abstand bis zu den nächsten Ausbreitungsherden in Mittel- und Osteuropa verhältnismässig bedeutend gewesen ist. Die klimatischen Bedingungen hätten augenscheinlich eine Einwanderung nach Fennoscandia seitens einer viel grösseren Zahl von den Arten Mittel- und Osteuropas gestattet und für viele der jetzt vorhandenen eine grössere Verbreitung ermöglicht. — In den hier hervorgehobenen Umständen (dem relativ geringen Alter der Vegetation und der bedeutenden Entfernung von den Ausbreitungsherden) im Verein mit dem stark zerstückelten und heterogenen Terrain hat man ohne Zweifel einen Grund zu der stark ausgeprägten *Regellosigkeit* zu suchen, die in der Vegetation in umfangreichen Teilen von Fennoscandia wiederkehrt. Es wäre von Interesse, mit den oben hervorgehobenen Gesichtspunkten vor Augen einen Vergleich zwischen Fennoscandia und Mitteleuropa anzustellen.

geographischen Gebiet vor einer ganzen Formation oder einer grösseren Gruppe von Arten, die im grossen ganzen nur von einer Seite eingewandert ist und deren weitere Ausbreitung innerhalb eines Gebietes erfolgt, wo auf die zu untersuchenden Areale andere Faktoren mit ziemlich gleichartiger Stärke einwirken.

Dass die Exposition für die Bewachsung, wie sie hier fixiert worden ist, ein pflanzengeographisches Moment von ganz kardinaler Bedeutung darstellt, ist ja ohne weiteres klar. Ihre Tragweite und ihr Einfluss blicken natürlich auch an vielen Stellen in der pflanzengeographischen Literatur durch. In der klassischen Literatur findet man Hinweise darauf beispielsweise mehrfach bei GRISEBACH: Die Vegetation der Erde. Vor allem hat sie jedoch Beachtung gefunden, wo sie sich in ihrer am meisten hervortretenden negativen Gestalt äussert, also wo sie sich in Form bedeutender natürlicher Hindernisse der Pflanzenausbreitung, wie Weltmeere, Gebirgsketten, Wüsten u. ä., zu erkennen gibt. In ihren weniger extremen Äusserungen, wo es sich um Gradunterschiede bezüglich der grösseren oder geringeren Vorteile der geographischen Lage handelt, hat sie bei der Besprechung der pflanzengeographischen Probleme weniger Beachtung gefunden.¹⁾ Wie betreffs der Entfernung, aber in noch höherem Grad, ist dies durchaus erklärlich. Die Exposition für die Bewachsung ist ein Faktor, der offenbar immer sehr schwer quantitativ zu messen, in den meisten Fällen schon sehr schwer in bezug auf seine Wirkungen zu isolieren und abzulesen ist. Wo man vor die Aufgabe gestellt ist, die Vegetation eines gewissen Gebietes in bezug auf ihre Ursachen aufzuhellen, zumal wenn es sich um geographische Gebiete von untergeordneter Rangstufe handelt, dürfte jedoch die Exposition für die Bewachsung als wirksamer Faktor nicht ausser acht gelassen werden. Es erscheint also als eine künftige Aufgabe, diesen Faktor zu untersuchen, wo die Möglichkeit vorhanden ist, seine Wirkung zu isolieren und seine Stärke abzulesen und zu messen. Die

¹⁾ Über die Bedeutung der geographischen Lage sei hier folgender Ausspruch aus ENGLER: Pflanzengeographie (1912) unter der Überschrift »Lage und Beschaffenheit des Wohngebietes« (S. 244) zitiert:

»Dass die geographische Lage eines Gebietes den grössten Einfluss auf die Zusammensetzung seiner Flora und den Vegetationscharakter haben muss, ist selbstverständlich. Mehr aber noch als die geographische Breite ist von Wichtigkeit, ob das Gebiet im Meer isoliert, einem Meer benachbart oder mitten in einem Kontinent liegt. Bei allen Waldgebieten ist von grosser Bedeutung, ob ihnen Steppengebiete benachbart sind, von denen aus bei Schädigung einzelner Teile des Waldes Steppenpflanzen eindringen können. Es sind auch wichtig die grossen Flussläufe, deren Täler vielfach bequeme Eingangspforten für die Einwanderung der Pflanzen aus anderen Gebieten darstellen. — — — —»

besten Voraussetzungen in dieser Hinsicht bietet offenbar ein Detailstudium kleinerer Gebiete. — In Finnland möchte ich als Untersuchungsobjekt unter anderem das österbottische Küstengebiet empfehlen.

Die Entfernung und die Exposition für die Bewachung werden in Kap. IV Gegenstand weiterer Beachtung werden.

3. Die säkulare Landhebung als pflanzengeographischer Faktor.

Auf Åland macht sich eine beträchtliche Landhebung geltend. Sie beläuft sich nach einer Mitteilung von Prof. R. WITTING (siehe auch WITTING 1918, S. 274 und 1922, S. 485) gegenwärtig in den südlichen Teilen der Landschaft auf etwa 0,5 m in 100 Jahren und zeigt einen gleichmässigen Anstieg nach Norden, um in den nördlichen Teilen der Landschaft ca. 0,6 m auf 100 Jahre zu erreichen.¹⁾ Sie hat allem Anschein nach mit »einer Geschwindigkeit von derselben Grössenordnung« während der letztverflossenen 4,000, ja vielleicht 6,000 Jahre« (siehe das untenstehende Zitat), also jedenfalls während der ganzen Zeit, wo die Landschaft eine Laubwiesenvegetation getragen hat, sich geltend gemacht. Das Eindringen dieser Vegetation habe ich (1915, S. 23) in die Zeit nach 2,000 v. Chr. verlegt.

Die seit lange erörterte Frage nach der fennoskandischen Landhebung ist bekanntlich einer erneuten Prüfung unterzogen worden von WITTING in seiner Arbeit »Hafsytan, geoidytan och landhöjningarna utmed Baltiska hafvet och vid Nordsjön, Referat: Die Meeresoberfläche, die Geoidfläche und die Landhebung dem Baltischen Meere entlang und an der Nordsee«, 1918, später in »Le soulèvement récent de la Fennoscandie«, 1922. Einige Zitate mögen hier diese Landhebung charakterisieren, soweit es durch die vorliegende Studie geboten ist:

»Wir fassen zusammen: Die 'Landhebung' ist eine ungleichförmig vor sich gehende Erscheinung, bei der Hebung und Senkung an den einzelnen Orten nach Monaten oder nach Jahren wechseln; in ihrer allgemeinen Gestaltung können zu gewissen, um ein oder einige Jahre voneinander entfernten Zeitpunkten Veränderungen eintreten, aber sie bewahrt innerhalb eines bestimmten Gebietes eine ausgeprägte Tendenz, die uns erlaubt, sie als die fennoskandische Landhebung zu bezeichnen« (S. 287).²⁾

»Es kann dies alles mit der Auffassung vereint werden, welche in der jetzigen fennoskandischen Landhebung eine Jahrtausende dauernde Erscheinung

¹⁾ Die Angabe 0,26 m auf 100 Jahre (TANNER 1908, S. 278) in des Verfassers Studie von 1915 (S. 17) beruht auf den damals zugänglichen, aber als fehlerhaft erwiesenen Angaben.

²⁾ Original schwedisch.

sieht. Im kleinen zeigt die rezente Hebung Schwankungen, welche Bruchteile eines Jahres oder einige Jahre dauern, indem sogar Hebung und Senkung wechseln, und wobei auf eine etwas grössere Unruhe in den Randgebieten als im Zentrum zu schliessen ist; im grossen verläuft sie mit einer gleichmässigen Geschwindigkeit, welche in der historischen Zeit von derselben Grösse gewesen zu sein scheint. Wenn man aber weiter in die Zeit zurückgreift, gibt es Anzeichen, dass im Norden eine Hebung derselben Grössenordnung vielleicht von der Eiszeit an bestanden habe, im Süden ist es schwer zwischen der Annahme einer gleichartigen Hebung während der archäologischen Zeit und der einer am Ende der Bronzezeit eingetretenen Abnahme sicher zu entscheiden; noch früher ist ja im Süden wenigstens die Litorinasenkung festgestellt worden. Es scheint jedoch Nachprüfung dieser Fragen unter der Annahme einer in der Hauptsache kontinuierlichen Landhebung seit der Eiszeit im Norden des Gebiets und stattgefundener Aufstauungen und Abzapfungen angezeigt» (S. 345).

»— — — —. Doch dürfte auf sie gestützt ausgesprochen werden können, dass wir während der letztverflossenen 4,000, ja vielleicht 6,000 Jahre in der Landhebung in Finnland eine Erscheinung gehabt haben, deren resultierenden Verlauf während der ganzen Zeit eine Geschwindigkeit von derselben Grössenordnung aufgewiesen hat» (S. 316—317).¹⁾

Mit besonderer Rücksicht auf Åland schreibt WITTING (S. 316):

»Für Åland beträgt das Alter der steinzeitlichen Besiedlung nach der Zeitbestimmung CEDERHVARFS 4,000—5,000 Jahre, während das Einwanderungsniveau ca. 36 m betragen hat und die Besiedlungszone ca. 30 m entspricht (H. HAUSEN: De gamla strandbildningarna på Åland och deras förhållande till stenåldersboplatserna. Fennia 28, N:o 3. Helsingfors 1910). Wir erhalten hieraus einen mittleren Hebungswert von 0,7 cm pro Jahr, während die heutigen Zahlen 0,6 ausmachen. Die Angaben aus der Bronze- und der Wikingerzeit sind bisher schwankend und können sowohl für die Annahme einer annähernd gleichmässigen resultierenden Hebung als für einen langsameren Verlauf seit der Bronzezeit gedeutet werden.

Diese Auffassung über einen langsameren Verlauf nach der Bronzezeit als vorher ist die, welche aus archäologischen Gründen in bezug auf Svea- und Götaland und für Südnorwegen herrschend ist.»¹⁾

Betreffs der Lage der Meeresoberfläche auf Åland in vergangenen Zeiten und der damals herrschenden Klima- und Siedlungsverhältnisse seien hier noch einige Umstände berücksichtigt:

Åland ist (HAUSEN 1910 A, S. 41) in spätglazialer Zeit mindestens 124 m tiefer gesenkt gewesen als heute. Dies besagt, dass das Land als Ganzes, mit eventueller Ausnahme der höchsten Spitze des 132 m hohen Orrdalsklint im nordöstlichen Saltvik, unter dem Meeresspiegel gelegen hat. Bei dem Maximalstadium der postglazialen Transgression war nach HAUSEN (a. a. O., S.

¹⁾ Original schwedisch.

43) nicht viel von dem åländischen Schärenarchipel supramarin (die Grenze wird von HAUSEN ca. 64—67 m über den heutigen Meeresspiegel verlegt). »Nur 13 bis 14 felsige Schären erhoben sich, in zwei Gruppen, eine grössere nördliche und eine kleinere südliche geteilt, über das Wasser. Von losen Bodenarten war, mit Ausnahme der Blockfelder aus der spätglazialen Zeit, fast nichts vorhanden, was der Vegetation als Muttererde hätte dienen können. Der Waldwuchs dürfte daher wenn nicht ganz gefehlt, so doch das ärmlichste Aussenschärengepräge getragen haben.«¹⁾

Die Besiedlung von Åland geht in die Steinzeit zurück. Der Anfang der åländischen Steinzeitkultur wird von CEDERHVARF (1912, S. 14) auf Grund von Funden an der steinzeitlichen Station in Jättböle an »den Ausgang der Dolmenzeit (MONTELIUS' II. Periode) oder den Anfang der Ganggräberzeit (MONTELIUS' III. Periode), also in die Mitte des 3. Jahrtausends vor Chr.«¹⁾ verlegt. Über den ungefähren Zeitpunkt, wo die Steinzeitkultur in Jättböle aufhörte, schreibt CEDERHVARF (a. a. O.): »Die Station dürfte also wenigstens am Ende der Ganggräberzeit, möglicherweise aber noch am Anfang der Steinplattengräberzeit (MONTELIUS' IV. Periode) nach 2,000 vor Chr. benutzt worden sein«¹⁾. An den anderen åländischen steinzeitlichen Stationen dürfte es sich nach CEDERHVARF ebenso verhalten haben (vgl. PALMGREN 1915, S. 20). Die åländische Steinzeitkultur scheint also in den Anfang der subborealen Periode der Litorinazeit, möglicherweise schon in den Ausgang der atlantischen Periode gefallen zu sein (vgl. a. a. O.). Die steinzeitlichen Stationen Ålands liegen nach CEDERHVARF in Niveaus zwischen 28 und 39 m, die meisten in Niveaus zwischen 30 und 39 m (vgl. HAUSEN, 1910 A, S. 46). HAUSEN betrachtet (a. a. O.) ungefähr die 36 m-Isotypse als das Einwanderungsniveau. »Die postglaziale Landhebung war damals, die Lage der postglazialen Grenze bei 66 m vorausgesetzt (Mittelwert für Fasta Åland), um ca. 45,5 % ihres ganzen Betrages fortgeschritten. --- Die Mitte der eigentlichen Kulturzone liegt ungefähr bei 50 % der Höhe der Litorinagrenze, und wenn man annimmt, dass die Wasserlinie diese nach unten begrenzt, beläuft sich die Höhe der unteren Grenze auf ca. 45,4%« (a. a. O., S. 46).¹⁾ — Die Konturen von Åland, wie es sich ungefähr darstellte, als der Meeresspiegel etwa bei der 30 m-Isotypse lag, ergeben sich aus einer Kartenskizze (s. S. 143 vorliegender Studie) in der angeführten Schrift von HAUSEN. Von diesem Åland des Steinzeitvolkes gibt HAUSEN (a. a. O., S. 47—48) folgendes Bild.

»Das Åland der jüngeren Steinzeit zerfiel in vier Inselgruppen: eine in dem heutigen Geta, eine in Saltvik, in Jomala und NW-Lemland und schliesslich eine bei dem jetzigen Marsund weiter im Westen.

¹⁾ Original schwedisch.

Von diesen Inselgruppen bestand die »Getagruppe« aus etwa 10 Inseln. Die ausgedehnteste und höchste hatte zwei grössere Berge, von denen sich der eine ca. 60 m hoch erhob. Sie wurden durch eine Senkung getrennt, die in ihrem südlichen Teil Sandboden besass. An diesem Punkt hatte das Steinzeitvolk, wenn nicht gewohnt, so doch sich aufgehalten, weil dort Steinsplitter angetroffen worden sind. Im übrigen waren die »Getainseln« nackte Schären.

Die »Saltviksgruppe«, die einen ganzen Archipel — etwa 50 Inseln — umfasste, hatte Inseln von sehr verschiedener Grösse aufzuweisen. Die grösste — Orrdalsklint-Långberget — hatte eine ziemlich abwechselnde Oberflächenbeschaffenheit. In ihrem höheren, nördlichen Teil war sie kahl und felsig (höchster Punkt ca. 100 m), auf der Südseite aber fanden sich lose Bodenarten (Moräne und Sand). Eine tiefe Bucht drang, mit breiten Sandufern gesäumt, von Süden ein (Långbergsöda dal). An denselben hatte sich das Steinzeitvolk niedergelassen. Die Örtlichkeit war gut gegen alle Winde geschützt und stand nur durch schmale Meeresarme, einen geradeaus im Süden (Syllöda) und einen im Südosten (Tengsöda), mit dem Meere in Verbindung. Ein Schwarm von niedrigeren Inseln umgab diese Insel im Süden und Südosten. Nach Westen tat sich eine grössere Förde (fjärd) (Hagaslätten) auf, die allseits von teilweise hohen, felsigen Inseln umkränzt war. Auf der nördlichen Seite der Förde fand sich eine Station (Nääs) auf einem südwärts gerichteten Sandabhang. Diese war eigentlich nur von Norden her geschützt.

Die obengenannte Inselgruppe wurde durch einen breiten Meeresarm (die Ebene von Finström) von der »Jomala-Lemlandsgruppe« geschieden, die aus etwa 17 Inseln zusammengesetzt war, von denen nur zwei einen bedeutenderen Umfang hatten. Diese — »Ingby-Sviby« und »Jettbölelandet« — lagen nahe beieinander, durch einen schmalen Meeresarm (über den heutigen See Lillträsk in Jomala) getrennt (möglicherweise war hier eine Landenge vorhanden; eine Messung liegt nicht vor). Auf den Inseln erhoben sich mehrere Felsspitzen. In die östliche Seite des Meeresarmes schob sich eine kleinere Bucht vor (Jettböle), teilweise umgeben von Sandufern und zwischen Felsbuckeln (berghymplar) eingeklemmt. Am inneren Ende der Bucht, auf der östlichen Seite gleich unterhalb einer höheren Felswand lag eine Station, die nach den zahlreichen Funden zu urteilen vor anderen Stationen den bevölkertsten Ort darstellte. Lose Bodenarten kommen auf diesen Inseln recht viel vor.

Die »Marsundsgruppe« bestand aus (?) kleineren Inseln, alle wahrscheinlich nackte und echte Aussenschären. Funde von Steinsplittern auf zweien dieser »Inseln« beweisen, dass das Steinzeitvolk dort ans Land gestiegen ist (möglicherweise in einer späteren Zeit, siehe S. 46).

Östlich von diesen Schären erhob sich eine grössere felsige Insel (Kulla västerberg), und weiter nördlich näher bei der »Getagruppe« befanden sich auch einige freiliegende höhere Felseninselchen.

Der in Rede stehende Schärenarchipel lag viel isolierter von den umgebenden Gegenden als heute. Der ganze Inselschwarm zwischen Fasta Åland und Korpo war damals unter Wasser gesenkt. Die bedeutendsten Anhöhen in Kumlinge steigen nicht über 23 m, in Brändö nicht über 26 m. Erst in Houtskär (Berghamn), Korpo und Nagu begegnet man höher gelegenen, während der Steinzeit teilweise supramarinen Gegenden. Die Inseln von Houtskär lagen

damals Åland auf der finnischen Seite am nächsten. Nach Schweden war es zu jener Zeit wahrscheinlich ein kürzerer Weg als nach der entgegengesetzten Seite.»¹⁾

Åland ist also bei seiner ersten Besiedlung (etwa 2,500 Jahre vor Chr.) anscheinend aus einigen Gruppen felsiger Inseln zusammengesetzt gewesen, von denen die meisten nackte Schären gewesen sein dürften. Lose Bodenarten (Moräne und Sand) kamen nur spärlich vor; Tonbildungen gab es nicht. »Der gegenwärtige obere Rand des Tones oben auf den Abhängen übersteigt selten 20 m. Gewöhnlich hält er sich nach einer Anzahl von Beobachtungen in Saltvik und Geta in 16—18 m Höhe (falls der Abhang nicht zu steil ist). Das höchste Niveau, bis zu dem Ton angetroffen wurde, befindet sich bei Möckelby in Jomala 30 m über dem Meer» (HAUSEN 1910 B, S. 30).¹⁾

Auf diesem Åland des Steinzeitvolkes, vor ca. 4,000—5,000 Jahren, dürfte kaum oder jedenfalls nicht in erwähnenswertem Grade eine Laubwiesenvegetation entwickelt gewesen sein (vgl. 1915, S. 23).

Bei der recht grossen Ausdehnung der tiefliegenden Gelände und der stark ausgezogenen Strandlinie der Schärenlandschaft bezeichnet eine Landhebung von 0,6 m für Åland einen recht bedeutenden säkularen Landgewinn.²⁾ Åland

¹⁾ Original schwedisch.

²⁾ Wegen der allgemeinen Naturverhältnisse von Åland sei der interessierte Leser auf folgende Schriften verwiesen:

Finlands geologiska undersökning. Beschreibung zu dem Kartenblatt N:o 16, Kumlinge (K. AD. MOBERG, 1890), N:o 17, Finström (BENJ. FROSTERUS und J. J. SEDERHOLM, 1890), N:o 21, Mariehamn und N:o 25, Föglö (BENJ. FROSTERUS, 1892, 1894).

H. HAUSEN: De gamla strandbildningarna på Åland och deras förhållande till stenåldersboplatserna (Fennia 28, n:o 3, 1910). — Orografiska studier på Åland med hänsyn till rapakiviberggrunden och dess förklyftningsförhållanden (Fennia 28, n:o 4, 1910). — Åland och Åbo skärgård. I. Geografisk översikt och geomorfologiska betraktelser (Text zu dem Kartenblatt N:o 10 des Atlas von Finland, 1910).

REINH. HAUSEN: Kalkutförsel från Åland under äldre tider (Fennia 34, n:o 5, 1914).

BJ. CEDERHVARF: Neolitiska lerfigurer från Åland (Finska Fornminnesföreningens Tidskrift XXVI, 1912).

Sammelwerk Suomenmaa. II. Ahvenanmaan lääni, 1920 (redigiert von den Professoren J. E. ROSBERG, KUSTAVI GROTFELT und KAARLO HILDÉN).

Kurzgefasste Schilderungen der Naturverhältnisse Ålands sind enthalten in des Verf. Studien von 1912 (S. 33—45, 72—106), 1915 (S. 16—36), 1917 (S. 486—497 = 1922 B, S. 10—18) sowie in Suomenmaa. II. Ahvenanmaan lääni, S. 9—15.

bot also noch in so später Zeit wie der Wikingerperiode (9.—11. Jahrhundert nach Chr.) ein höchst wesentlich anderes Bild als heute. Bei einer Landhebung von dem angegebenen Betrag muss die Wasserlinie um das Jahr 1000 gut 5 m höher als jetzt gelegen haben, was auch sehr wahrscheinlich erscheint, da die am niedrigsten gelegenen Grabhügel aus dieser Zeit 7,28 m über dem gegenwärtigen Meeresniveau zu finden sind (nach einer Angabe von CEDERHVARF in des Verf. Studie von 1915, S. 23). Eine gute Vorstellung von dem Grade, in dem die åländische Inselwelt durch die säkulare Landhebung ihre Gestalt verändert hat, gewinnt man aus den Seekarten des Oberseeamts, auf denen die Tiefe der Gewässer in Metern verzeichnet und die seichten Gewässer bis in eine Tiefe von 10 m mit brauner Farbe angegeben sind. Wenn die Landhebung einmal um weitere 10 m fortgeschritten ist, was voraussichtlich in etwa 2,000 Jahren geschehen sein dürfte, wird die åländische Inselgruppe ihr Aussehen wesentlich gewandelt haben.

Auf Åland bietet sich also und hat sich im Lauf der Jahrhunderte — wenn auch an jeder einzelnen Stelle in recht beschränkter Gestalt — der Vegetation sukzessiv neues Land in einer Ausdehnung dargeboten, die als Seltenheit zu bezeichnen ist. Dies kann auf die Gestaltung der Flora nicht ohne Einfluss gewesen sein. Für eine immer weiter vor sich gehende Bewachsung von anderen Gebieten her hat es bedeutende Aussichten gegeben und gibt es solche immer noch. Ohne Zweifel wären diese stark reduziert, wenn nicht das nötige neue Land vorhanden wäre, was ja in den meisten anderen Gebieten in der Regel der Fall ist. Die Flora hätte sich dann offenbar recht bald sozusagen stabilisiert. Ebenso bietet sich sukzessiv eine Möglichkeit zu neuen Siedelplätzen, ich möchte sagen *Rückzugsplätzen*, für bedrängte Arten in der Landschaft selbst.

Für die Wahrheit des zuletzt Gesagten liefert beispielsweise der Seedorn (*Hippophaë rhamnoides*) ein lehrreiches Zeugnis (vgl. die Studie des Verf. »Hippophaë rhamnoides auf Åland«, 1912, z. B. S. 121—122, 139). Nur auf diesem neugewonnenen, noch nicht mit Bäumen bewachsenen Boden mit seiner offenen Vegetation kommen die Samen des Seedorns regelmässig zur Entwicklung. Hier kommt auch seine vegetative Sprossbildung am leichtesten zu ihrem Recht (a. a. O., S. 107, 136—137). Man darf wohl ohne Übertreibung sagen, dass es gerade die Landhebung dieser unseren Gegenden so fremden Art ermöglicht hat, auf Åland und an den Küsten des Bottnischen Meerbusens Fuss zu fassen und sich zu behaupten. Auf höher gelegenen Boden ist die Art auf Åland ein Relikt, das sich da zwar mit grosser Zähigkeit erhält, aber kaum Aussicht zu generativer Verjüngerung hat und daher früher oder spä-

ter zum Untergang verurteilt ist.¹⁾ Es ist auch wahrscheinlich, dass das Fehlen des Seedorns in Schweden südlich der Schären von Stockholm mit dem Fehlen einer Landhebung im südlichen Teil des Ostseegebiets in Zusammenhang zu bringen ist; vgl. den Vortrag des Verf. über »Hafstornet (Hippophaë rhamnoides), dess utbredning, biologi och uppträdande på Åland» in der Versammlung der Finnischen Forstgesellschaft am 22. Febr. 1913 (Acta forestalia Fennica, Bd. 7, 1917, S. 78—96). In Dänemark und an der deutschen Ostseeküste tritt der Seedorf auf Dünen und an Uferabhängen auf.

Die augenscheinlich sehr grosse pflanzengeographische Bedeutung der Landhebung habe ich zu verschiedenen Malen hervorgehoben (1912, S. 121, 139; 1915, S. 132—133; 1917, S. 616 = 1922 B, S. 119). Hier sei bei der Besprechung der Frage von der Artenzahl Ålands nur präliminär bemerkt, wie verschiedene von den seltenen Arten der Landschaft bloss oder vorzugsweise auf relativ niedrigliegendem und mithin verhältnismässig spät (während eines oder einiger der letzten Jahrhunderte) gewonnenem Terrain auftreten. Gleichviel ob sie direkt aus anderen, entlegeneren Gegenden hierhergekommen oder möglicherweise von höher oben auf demselben Lande gelegenen Siedelplätzen, wo sie jetzt ausgetilgt, eingewandert sind, bleibt die Tatsache bestehen, dass sie ohne die Landhebung mit grosser Wahrscheinlichkeit fehlen oder viel seltener sein würden, als jetzt der Fall ist. Das Gesagte dürfte beispielsweise von folgenden Arten gelten:

<i>Rubus pruinosis</i>	<i>Cypripedium calceolus</i>	<i>Agrimonia odorata</i>
<i>Carex lepidocarpa</i>	<i>Ophrys muscifera</i>	<i>Geranium columbinum</i>
<i>Juncus balticus</i> ²⁾	<i>Orchis mascula</i>	<i>Mercurialis perennis</i>
	<i>Herminium monorchis</i>	<i>Viola stagnina</i>
	<i>Cephalanthera longifolia</i>	<i>Calystegia sepium</i>
<i>Equisetum variegatum</i>	<i>Epipactis palustris</i>	<i>Campanula latifolia</i>
<i>Allium ursinum</i>	<i>Stellaria Holostea</i>	<i>Arctium nemorosum</i>
<i>Fritillaria Meleagris</i>	<i>Corydalis intermedia</i>	<i>Crepis praemorsa</i>

¹⁾ In des Verf. Studie von 1912 (S. 109) wird mehreren Reliktbeständen, die in höheren Niveaus als die jüngsten Grabhügel der Wikingerzeit liegen, schätzungsweise ein Alter von mindestens 900 Jahren an der Örtlichkeit zugeschrieben. Indessen sind Bestände in viel höheren Niveaus anzutreffen; die wahrscheinlich am höchsten liegenden befinden sich in Möckelby dicht an dem Wege nach Södersunda, vielleicht $\frac{1}{2}$ km von der Kirche in Jomala; das Niveau dürfte kaum weniger als 30 m betragen. Man darf wohl mithin vermuten, dass die fraglichen Bestände schon am Ende der Steinzeit, vor ca. 4,000 Jahren an dem Platz gewachsen sind.

²⁾ Es ist zu erwähnen, dass diese Art an ihrem einzigen mir bekannten Siedelplatz auf Åland (Saltvik: Saggö) auf einer üppigen Strandwiese, nicht wie allgemein im Lande auf Dünen und offenen Sandufern auftritt.

Ein Pflanzenverzeichnis wie das obige gewährt jedoch nur ein schwaches und unvollständiges Bild von dem augenscheinlichen Einfluss der Landhebung auf den Pflanzenwuchs. Man muss beachten, dass diese Landhebung der Landschaft sukzessiv nicht nur neues offenes Terrain zuführt, sondern auch ein Terrain, das in vielen Fällen (zunächst an windgeschützten, nicht von den Wellen bearbeiteten Stellen) offenbar (u. a. durch aufgeworfene Muschel- und Schneckenschalen) vom Meere befruchtet worden und das jedenfalls noch nicht in nennenswertem Grade ausgewaschen und ausgelaugt ist und mithin wenigstens eine Zeitlang für eine anspruchsvollere Vegetation geeignet sein wird (über diese Prozesse siehe die S. 75 zitierte Darstellung von CAJANDER). Es sind ja auch vor allem diese niedriger liegenden Bodenstrecken, auf denen die artenreiche Laubwiesenvegetation entwickelt ist (vgl. Kap. IV, 5 (S. 113—117). Auf etwas höherem Terrain beginnt im allgemeinen Nadelwald. Augenscheinlich ist der Erdboden hier im Lauf der Zeit an vielen Stellen magerer worden und für die anspruchsvollere Laubwiesenvegetation daher weniger geeignet.¹⁾ *Die Landhebung hat also der äländischen Vegetation in hohem Grad fruchtbare Standorte gesichert. Damit haben sich auch die Voraussetzungen einer artenreichen Flora mit hoher Frequenz für die einzelnen Arten gesteigert.*

Dass man bei der pflanzengeographischen Erörterung nicht versäumen darf, mit der Möglichkeit einer sukzessiven Verarmung des Bodens zu rechnen, das habe ich schon in meiner Studie »Hippophaës rhamnoides auf Åland«, 1912, beachtet. Ich hebe dort hervor, wie beispielsweise in der Gegend von Gamla Karleby am Bottnischen Meerbusen der anspruchsvolle Seedorn vorzugsweise auf niedrigem Gelände auftritt. Die Vegetation

¹⁾ Wie in meinen früheren Schriften in verschiedenem Zusammenhang hervorgehoben, ist eine Laubwiese, die immer wieder als Viehweide benutzt wird, dazu verurteilt, mit der Zeit in Fichtenwald überzugehen (1915, S. 136—139; 1922 A, S. 26, 42—45). In dieser Beweidung liegt oftmals, aber ersichtlich durchaus nicht immer, die Erklärung dazu, dass die Laubwaldvegetation auf Åland auf höher gelegnem Terrain so häufig dem Nadelwald weicht.

Mag nun die Ursache zu dem Eindringen des Fichtenwaldes auf der Laubwiese die eine oder die andere der beiden erwähnten oder beide zusammen gewesen sein, so sei hier noch einmal das Verhalten betont, dass ein bedeutender Teil des Nadelwalds mit artenreicherer Untervegetation auf Åland aus Laubwiesen hervorgegangen ist; das bezeugt die Untervegetation. Eine Vorstellung von dem Verlauf dieser Entwicklung erhält man beispielsweise an vielen Orten zwischen Mariehamn und Dalkarby, wo es verschiedene Entwicklungsstufen gibt. Die hierhergehörigen Aufzeichnungen werden später in anderem Zusammenhang in Ergänzung der Studie des Verf. von 1922 über die Nadelwälder mitgeteilt werden.

ist auf solchem in der Regel auffallend artenreicher und üppiger als auf höherem; die Erle, nicht die Kiefer oder Fichte, gibt dort der Vegetation ihr Gepräge. Die Ursache dieser reicheren Vegetation schrieb ich dem geringen Alter des Terrains zu. Dasselbe ist noch nicht nennenswert verarmt, was sich für die höher gelegenen Landstrecken offenbar geltend gemacht hat (vgl. die Darstellung a. a. O., S. 117—119).

Ähnliche Verhältnisse, wie sie hier aus Österbotten angeführt worden sind, kann man auf Åland leicht studieren. Besonders im Schärenarchipel, wo sich die Verhältnisse besser überblicken lassen, fällt es oft in die Augen, wie die niedrigeren Teile der Inseln von einer üppigen Laubwiesenvegetation eingenommen sind, während diese an den Anhöhen hinauf — auch wo das Erdreich noch tief ist — immer schwächer wird. Vielerorts haben Reiser (*Vaccinium Myrtillus*) sich in wechselnder Menge eingenistet und den Kräuter- und Gräserwuchs beeinträchtigt. Bisweilen sind die früher herrschenden Laubhölzer durch die Fichte ersetzt. Im Schärenarchipel mit seinen verschieden hoch über das Meer hinausragenden Inseln lässt sich diese Entwicklung der Vegetation leicht verfolgen und für die einzelnen Fälle rekonstruieren. Die Schären, die sich eben über das Meer erhoben haben, weisen in der Regel, sofern es die Beschaffenheit des Bodens erlaubt, eine artenreiche Flora auf. Eine ähnliche hat offenbar einmal auch manche der höheren Teile und Gipfel der höheren Inseln eingenommen, als diese sich über das Meer erhoben und dem Pflanzenwuchs dieselben Bedingungen wie die heutigen pflanzenreichen Schären boten. Sie ist jetzt oft ganz ausgetilgt, aber sogar wo mit den Jahren Nadelwald herrschend geworden ist und die Schären zu grösseren Inseln verwachsen sind, kann man bisweilen auf kleineren Flecken Arten antreffen, die sich gegenüber der Umgebung ganz fremd ausnehmen und als Relikte aus einer vergangenen Zeit zu betrachten sind, wo ihr Siedelplatz eine unbedeutende Schäre oder ein Strand war. Die Schwarzerlen, denen man oft an etwas sumpfigen Stellen in Fichtenwald hoch oben auf Land begegnet, sind ganz sicher Abkömmlinge von denen, die einmal die Ufer der Schären gesäumt oder Bestandteile ihrer Laubholzvegetation gebildet haben. Dies ist wohl oft der Fall mit den Gruppen von *Filipendula Ulmaria*, die man nicht selten in einer Vertiefung im Fichtenwald findet, und mit vielen anderen Arten.¹⁾

¹⁾ In diesem Zusammenhang sei das folgende Verhalten beachtet. In Nadelwald, besonders auf fruchtbarerem Boden, sieht man auf Åland allgemein, wie auf Lichtungen, wo Bäume gehauen oder umgeweht worden sind, Gruppen von Arten auftreten (z. B. *Melica nutans*, *Poa nemoralis*, *Carex pallescens*, *Ranunculus acris*, *Lathyrus pratensis*, *Geranium silvaticum*, *Prunella vulgaris*, *Galium*

Es scheint, als habe man bei der pflanzengeographischen Erörterung verhältnismässig wenig mit einer im Lauf der Zeit vor sich gehenden Verarmung des Bodens gerechnet — ausser in einigen Fällen, wo diese Auslaugung sehr deutlich und schnell gewesen ist. (Siehe in diesem Zusammenhang DRUDE 1913, S. 200.)

Auslaugung als Ursache einer Vegetationsveränderung setzen beispielsweise WARMING und GRAEBNER in folgendem Fall voraus (1918, S. 922):

»In einer Reihe von Jahrhunderten ist die *Calluna*-Heide in Dänemark und Norddeutschland auf Kosten der Wälder vorgedrungen. Jütland war früher von Eichenwäldern bedeckt, kaum jedoch ein zusammenhängender Wald, die Lüneburger Heide trug Eichen-, Buchen- und Mischwälder; jetzt sind die Eichen-estrüppe der Heiden fast die einzigen Erinnerungszeichen des Waldes. Die Auslaugung der oberen Schichten des Bodens durch die Niederschläge muss zuerst einen ziemlich hohen Grad erreicht haben, wenn die Erneuerung des Waldes verhindert wird und die *Calluna*-Heide an seine Stelle tritt. (Graebner 1895, 1896, 1901; vergl. auch Kap. 86). Dann wirken andere Faktoren oft plötzlich der Heide den Sieg verschaffend ein. — —»

Auch CAJANDER lenkt in verschiedenen Schriften die Aufmerksamkeit auf eine allmählich vor sich gehende Verarmung des Bodens. So sagt er in einem Vortrag (»Forstlich-geographische Übersicht Finnlands«, 1923 S. 5):

»Mit dem Schneeschmelz- und dem Regenwasser, das überall von den höher gelegenen Partien in die tiefer gelegenen abrinnt und schliesslich zum grossen Teil in die Flüsse gelangt, folgen Mengen sowohl gelöster Stoffe als fein suspendierter Bodenpartikelchen. Durch diesen Prozess, welcher Jahrtausende hindurch vor sich gegangen ist, hat nicht nur eine allgemeine, wahrscheinlich nicht weniger bedeutende Verarmung der Böden als durch die sog. Auswaschung stattgefunden, sondern es ist dadurch auch eine Differenzierung der Böden in der Hinsicht hervorgerufen worden, dass die Wasserscheidegegenden verarmt, die Flusstäler angereichert worden sind. Wo die Verhältnisse sonst gleich sind, sind die Flusstäler im allgemeinen fruchtbarer als die Wasserscheiden. — — —»

boreale u. a.), die nicht dem umgebenden Wald angehören, sondern eigentlich in Laubwäldern oder auf Wiesen zuhause sind. Ich hatte mir früher gedacht, dass diese Arten *Pioniere* einer äusserst schnell eindringenden Vegetation seien, für die die neugeschaffenen Siedelplätze geeignet sind. Jetzt dünkt es mich jedoch wahrscheinlicher, dass man im Gegenteil in den meisten Fällen vor *Resten* einer früher herrschenden Laubwald- oder Laubwiesenvegetation steht, die durch den Nadelwald im grossen und ganzen erstickt worden ist, von der sich aber Spuren durch ihre unterirdischen Organe mit Zähigkeit behauptet haben und denen bei Aushieben neue Aussichten zur Entwicklung geboten worden sind. Dieses Verhalten scheint eines Studiums wert zu sein, um den Zeitraum festzustellen, während dessen verschiedene Arten mit wesentlich unterirdischem Leben auszuhalten vermögen.

In einem anderen, ungefähr gleichzeitig gehaltenen Vortrag »Über die Verteilung des fruchtbaren Bodens in Finnland und über den Einfluss dieser Verteilung auf die wirtschaftlichen Verhältnisse im Lande« (1923, S. 13) kommt CAJANDER auf die Frage zurück. Sie ist von ihm schon früher berücksichtigt worden in »Metsänhoidon perusteet. I. Kasvibiologian ja kasvimaantieteen pääpiirteet« (Handbuch des Waldbaues. I. Grundzüge der Pflanzenbiologie und Pflanzengeographie), 1916, S. 147, 488. — In einer vor einigen Jahren erschienenen Arbeit hat AUER (Moorforschungen in den Vaargebieten von Kuusamo und Kuolajärvi, 1922, S. 363), auf Grund von Torfmooruntersuchungen für Kuusamo und Kuolajärvi-Lappland eine bedeutende Verschlechterung der Bonitätsverhältnisse in postglazialer Zeit konstatiert.

Ich sehe mich nicht in der Lage, hier näher (ausser beiläufig in Kap. IV, 5, S. 113) auf die Frage der gegend- oder stellenweise erfolgenden Verarmung des Bodens einzugehen. Diese Frage besitzt besonders in Gebieten mit wenig verwitternden Felsarten offenbar ein erhebliches pflanzengeographisches Interesse.

Bei der Erwägung der pflanzengeographischen Bedeutung der säkularen Landhebung ist auch nicht zu vergessen, dass diese Landhebung einen recht bedeutenden Einfluss auf den Landschaftscharakter und daher auch indirekt auf die Vegetation gewonnen hat. So ist das stark gebrochene Relief der äländischen Landschaft durch das langsame Emporsteigen der Landoberfläche aus dem Meere, nicht in dem Grade, wie es sonst der Fall gewesen wäre, durch marine und fluviatile Einwirkung eingeebnet worden (siehe S. 9 des kurzen illustrativen Textes von H. HAUSEN zu dem Kartenblatt N:o 10 im Atlas von Finnland, 1910, Ålands och Åbo skärgård. 1. Geografisk översikt och geomorfologiska betraktelser). Mit der sukzessiven Landhebung steht offenbar bis zu einem gewissen Grad auch der Umstand in Zusammenhang, dass in Åland fast vollständig Uferabstürze von dem Typus fehlen, die beispielsweise an den südlichen Küsten der Ostsee mancherorts so stark hervortreten und durch ihre offene Vegetation mancher seltenen Art eine Freistätte schenken.

Wenn ich hier geltend gemacht habe, dass die seit Jahrtausenden vor sich gehende Landhebung von bedeutendem Einfluss auf die Gestaltung der Flora und nicht am wenigstens auf ihren Artenreichtum und die Verteilung ihrer Arten gewesen ist, so sei, um Missverständnissen vorzubeugen, ausdrücklich betont, dass ich hierbei nicht den selbstverständlichen Einfluss gemeint habe, den der Zuwachs des Landareals ausgeübt hat; dass dieser Zuwachs an sich erhöhte Möglichkeiten für eine artenreiche Flora mit sich ge-

bracht hat, liegt ja durchaus in der Natur der Sache. Ich meine also vor allem die Bedingungen für die Entwicklung der Flora, die mit der *sukzessiven* Entstehung des Landgewinns einhergegangen sind. Hätte Åland innerhalb einer relativ kurzen Zeit zu Anfang der Landhebung die ganze Oberfläche, worüber die Landschaft heute verfügt, zur Besäung dargeboten, so hätte seine Flora sicher einen wesentlich anderen Charakter gehabt als jetzt. Das tragende Moment ist gerade das *Sukzessive* dieser Entstehung von neuem Land, das ständige Vorhandensein für die Besäung freien Bodens gewesen.

Das ständige Hinzukommen neuen Landes hat für Åland, wie für Fennoscandia überhaupt, einen um so grösseren Einfluss gewonnen, als das Klima während der Zeit, wo sich das Land aus dem Meere erhob, von erheblichen Veränderungen betroffen worden ist. So hat Åland für die Einwanderung von Pflanzen neuen Boden zur Verfügung gehabt während der atlantischen Periode mit ihrem insularen, wärmeren Klima, während der subborealen Periode mit ihrem kontinentalen Klima bei trockenen und warmen Sommern, während der subatlantischen mit ihrem feuchteren und kühleren Klima sowie während des darauf wieder folgenden und noch herrschenden günstigeren Klimas. — Noch ein Umstand ist zu beachten. Jeder Teil des åländischen Landareals hat während einer gewissen Zeit eine Strandpartie dargestellt. Es sind also für alle Arten, deren Ausbreitung durch Vermittlung des Wassers oder durch dessen Nähe begünstigt worden ist, die Voraussetzungen, jeden Teil der Landschaft zu erreichen, vorhanden gewesen. Verbreitungskarten für die selteneren Arten scheinen auch anzudeuten, dass diese Möglichkeit ausgenutzt worden ist. Fast jeder Teil von Fasta Åland zählt so einen oder den anderen Repräsentanten dieser Gruppe.

Die Frage des neuen Landes und seiner sukzessiven Bewachung ist bei den Pflanzengeographen immer auf Interesse gestossen. Über sie kann man sich daher leicht aus den führenden Handbüchern orientieren. Sehen wir z. B. nach, was das neueste von diesen (Eug. Warmings Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie, Dritte umgearbeitete Auflage von EUG. WARMING und P. GRAEBNER, 1914—1918) bei der Behandlung der Frage einleitungsweise sagt. Im fünften Abschnitt (Der Kampf zwischen den Pflanzenvereinen) wird das Kapitel »Geogene Veränderungen; neuer Boden« mit folgenden Worten eingeleitet (S. 898):

»Wenn irgendwo ein neuer Boden auftritt, so wird er bald von Pflanzen erobert. Es ist sehr anziehend, die weitere Entwicklung der Vegetation in allen ihren Phasen zu verfolgen. Man wird Zeuge einer langen *Reihe von Kämpfen* zwischen den nacheinander einwandernden Arten; diese Kämpfe werden bisweilen erst in vielen Jahrzehnten einen relativen Abschluss erreichen.

Neuer Boden wird namentlich an folgenden Stellen gebildet: an den Küsten, wo das Meer neues Material herbeiführt, an den Flussmündungen, in den Flussbetten selbst und in den Gewässern, wo herabgeschwemmte Massen oder die Reste der Pflanzen abgelagert werden, durch die Tätigkeit der Gletscher, durch herabstürzende Gesteinsmassen, durch vulkanische Ausbrüche, durch Feuer, das die alte Vegetation verzehrt, ferner durch verschiedene Eingriffe des Menschen, besonders da, wo bebautes Land sich selbst überlassen wird usw. In den letzten Fällen ist der Boden nicht in derselben Masse neu wie in den ersten; er ist nicht steril, sondern schliesst mehr oder weniger Samen, Rhizome und andere Pflanzenteile ein.

Geogene Änderungen können im übrigen sowohl sehr plötzliche, als sehr langsame, vielleicht säkulare sein; im letzten Falle sind sie oft schwer zu beobachten, und die eingreifenden Faktoren treten weniger deutlich hervor. Es mögen Beispiele beider hier angeführt werden.»

Neues Land wird in vielen Formen zu neuer Bewachung dargeboten. WARMING wie andere Autoren beleuchten die verschiedenen Fälle durch Beispiele und Literaturhinweise. Die gegenwärtig vielerorts stattfindende säkulare Landhebung wird dabei nicht berührt. Ihre Langsamkeit bewirkt, dass ihr Einfluss schwer zu überblicken und daher übersehen worden ist.¹⁾

Es ist, wie kaum zu leugnen sein wird, recht bemerkenswert, dass die vor sich gehende säkulare Landhebung in der Pflanzengeographie keine nennenswerte Beachtung gefunden hat:

¹⁾ Es ist hierbei auch zu beachten, dass das neue Land, welches durch die säkulare Landhebung aus dem Meere aufsteigt, nur teilweise mit dem neugewonnenen offenen Gelände vergleichbar ist, das gewöhnlich in der pflanzengeographischen Diskussion mit Neuland gemeint ist. Nur bei sehr weithinaus seichten Ufern und ganz besonders, wo sehr flache Inseln aus dem Meer emporragen, kommt wirklich offenes Gelände in bedeutenderem Areal zum Vorschein. In den meisten Fällen wird das aus dem Meere gehobene Land sukzessiv von der auswärts nach dem Landgewinn hindrängenden früheren Vegetation eingenommen und tritt also in geringem Masse als wirkliches offenes Land auf. Wo hinwieder an sehr weithinaus flachen Ufern nennenswerte Flächen offenen Geländes entstehen, sind sie ja bloss für eine geringe Anzahl von Uferpflanzen disponibel. Man darf aber nicht übersehen, dass das Land, das heute diese (vielleicht geschlossene) Ufervegetation trägt, mit der fortdauernden Landhebung immer weniger geeignet für dieselbe wird, dagegen aber geeignet für Arten, die höher gelegenen Standorten angehören. Das neue Land wird mithin recht bald (bei der auf Åland herrschenden Landhebung und bei dem dortigen Salzgehalt (6‰ — $5,5\text{‰}$) des Meeres schon nach kaum hundert Jahren) einer grösseren Anzahl von den Arten der Gegend geeignete Standorte bieten, wo sich keinesfalls eine schwerere Konkurrenz seitens der früheren Vegetation geltend macht. Das neue Land bietet also auch in dieser Hinsicht ähnliche Bedingungen wie ein offenes Gelände.

Im grossen ganzen gibt es ja nur da, wo sich neues Land entblösst, eine Möglichkeit zu Verschiebungen im Areal der Arten, also auch bessere Voraussetzungen, beispielsweise die Ausbreitungsbedingungen der Arten zu studieren. Im grossen ganzen trägt ja die Vegetation auf der Erde gegenwärtig den Charakter eines gewissen Gleichgewichts. ¹⁾ *Die vor sich gehende säkulare Landhebung bietet ein umfangreiches Arbeitsfeld für Studien über die Wanderung der Arten und die sukzessive Entwicklung der Pflanzendecke.*

Dass die säkulare Landhebung als pflanzengeographisches Arbeitsfeld der Aufmerksamkeit fast ganz entgangen ist, ist auch im Hinblick darauf bemerkenswert, dass sie von beträchtlichem Effekt und von augenscheinlichem Einfluss auf die Flora in bedeutenden Teilen Fennoscandias ist, wo sich ja schon lange ein lebhaftes Interesse für pflanzengeographische Fragen gel-

¹⁾ Einige Zitate scheinen die Sache zu beleuchten:

A. DE CANDOLLE schreibt 1855, S. 802 unter der Rubrik »De l'ensemble des faits de naturalisation«: »Ainsi, plus on remonte la chaîne des temps, plus les naturalisations devaient être rares. Avant l'apparition de l'espèce humaine dans un pays, elles étaient excessivement rares. Les différentes Flores ont eu alors une époque de vie locale, presque sans mélange d'un continent à l'autre et d'une île à une terre voisine. Cependant, à une époque beaucoup plus reculée, les conditions physiques et géographiques étant différentes, certaines causes de transport auraient eu plus d'importance, et des causes maintenant insignifiantes ont pu jouer un grand rôle.«

DRUDE (1890, S. 100) unter »Ausbreitungstrieb, Wanderungsvermögen, Schranken der Wanderung«: »So hat der Ausbreitungstrieb in der sich selbst überlassen und gleichbleibenden Natur selten Gelegenheit, im grossen Massstabe wirksame Ausbreitung zu erzielen, da sich unter gleichbleibenden äusseren Verhältnissen die Arten mit ihrem gegenseitigen Kampfe in eine Art von Gleichgewicht eingestellt haben, welches den Eindruck einer wirklichen stationären Ruhe hervorruft, während thatsächlich sich ein steter Wechsel der Anordnung im kleinsten Masse offenbart und dadurch Zeugnis von dem Vorhandensein eines stillen Kampfes um den Standort gibt.«

ENGLER (1913, S. 224): »Aus diesem Grunde sehen wir gegenwärtig freiwillige Ansiedlung von Pflanzen fast nur da, wo entweder ein offenes noch nicht besiedeltes Gelände (Sanddünen, Sandbänke, sandige Flussufer, Flussgeröll, Geröllhalden im Gebirge, Moränenschutt, Lava, Vulkanasche, umgepflügtes Land) sich darbietet, oder wo durch Änderung von Grundwasserverhältnissen, durch Aussaugung des Bodens, überhaupt durch allmähliche Änderung der physikalischen Bodenverhältnisse die Entwicklung der eingessessenen Bewohner eines Geländes allmählich geschwächt worden ist.« — — — »Wenn wir von den Pflanzen der offenen Formationen absehen, so nimmt unter gewöhnlichen Verhältnissen das Areal einer Sippe selten zu; aber in der Vergangenheit sind mehrfach Änderungen eingetreten, welche neues Land für Besiedelung schufen.«

tend gemacht hat. *Die Entwicklung der Vegetation und die Wanderung der Arten hat hier im Lauf der Zeit nicht ohne Einfluss seitens dieses ständigen Vorrats an neuem Land vor sich gehen können.*

Dass die säkulare Landhebung von der Pflanzengeographie vernachlässigt worden ist, ist jedoch vielleicht am auffälligsten im Hinblick darauf, dass die pflanzengeographische Diskussion in vielen bedeutungsvollen Punkten, in bezug auf die Entwicklung der Flora in vielen Gegenden der Erde, mit einem während früherer Zeitperioden erfolgten Wechsel zwischen Meer und Land als einwirkendem Moment gerechnet hat.¹⁾ *Alle diese Erörterungen und Hypothesen müssen ja an Klarheit gewinnen, wenn man auf Beobachtungen und Erfahrungen aus einer in diesem Augenblick vor sich gehenden Strandverschiebung hinweisen kann.* In dieser Hinsicht bietet Åland, wie auch die Küsten des Bottnischen Meerbusens, ein reiches Arbeitsfeld. Der Umstand, dass es im Gebiet von Åland einen Schärenarchipel gibt, macht das Arbeitsfeld um so ergiebiger. Das Alter der einzelnen Inseln kann recht genau bestimmt werden. Neue Inseln steigen nach wie vor aus dem Meere auf. Es ist hier also Gelegenheit, alle Stufen des Werdegangs einer Vegetation zu verfolgen, um festzustellen, wieviel Zeit für die Entstehung einer gewissen Vegetation erforderlich ist, u. ä.

Wir wollen diesem zuletzt angedeuteten Umstand eine etwas eingehendere präliminäre Aufmerksamkeit widmen.

Oben wurde berücksichtigt, dass man in manchen Fällen in der sukzessiven Entstehung neuen Landes mit einem Faktor gerechnet hat, der mächtig auf die Gestaltung der Vegetation und Flora eingewirkt hat innerhalb Gebiete, wo eine solche negative Strandverschiebung vor sich gegangen ist. Auf dem neuen Land haben für neu entstandene Formen vielfach unter anderem Bedingungen dazu vorgelegen, sich ohne Konkurrenz mit den älteren verwandten Formen einen Siedelplatz zu erkämpfen und sich weiter zu entwickeln und zu differenzieren. In seinen einführenden »Leitenden Ideen« zu dem »Ver-

¹⁾ SCHRÖTER gibt (1913, S. 907) folgende Zusammenfassung der »Geogenen Faktoren« (unter »die florensgeschichtlichen Bedingungen«):

»1) *Geogene Faktoren:* Veränderungen in der festen und flüssigen Erdrinde: Hebung und Senkung des Landes, Entstehen und Vergehen von Landbrücken und Inseln, Transgressionen des Meeres, Austrocknen von Binnenseen, Vorstoss oder Rückzug von Eisbedeckungen, Hebung und Abtragung von Gebirgen, die Erscheinungen des Erosionszyklus, das Sinken oder Steigen des Grundwasserspiegels, Entstehung von besiedelbarem Neuland, lange dauernde Isolierung eines Gebietes.»

such einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, insbesondere der Florengebiete seit der Tertiärzeit» schreibt diesbezüglich ENGLER (I Theil, 1879, S. IX):

»6. Namentlich ist es von Wichtigkeit, wenn durch Rückgang des Wassers oder von Gletschern oder auch durch Hebung eines Landes neues Terrain eröffnet wird, auf dem sich die Formen der benachbarten Gebiete ansiedeln können und ihre neugebildeten Varietäten Platz zur Entwicklung vorfinden.»

In der hierauf folgenden Darstellung weist dann ENGLER an mehreren Stellen auf eine in ferner Zeit erfolgte Landhebung als bedeutungsvoll einwirkendes Moment bei der Entwicklung der Vegetation hin. Als sehr lehrreiches Beispiel kann die westaustralische Flora erwähnt werden. Folgendes Zitat erscheint repräsentativ (II. Theil, 1882, S. 131):

»Wie die Veroniken auf dem von Eis frei gegebenen Terrain Neu-Seelands ein freies Feld für Fortpflanzung von Varietäten und Artenbildung vorfanden, wie das auf vulkanischem Wege gebildete neue Land der Sandwich-Inseln der zahlreichen Nachkommenschaft von fremden Ankömmlingen ein Asyl darbot, so war den genannten Typen in Australien immer mehr Terrain durch das Zurückweichen des Meeres eröffnet, von dem sie um so ungestörter Besitz ergreifen konnten, als die klimatischen Verhältnisse sie von den ein feuchteres Klima liebenden Mitbewerbern isolirten. Die geologischen Thatsachen, welche beweisen, dass Westaustralien einst eine Insel war und sich später durch Zurückweichen des Wassers vergrößerte, namentlich aber ein trockneres, viele Pflanzengruppen ausschliessendes, demzufolge andere begünstigendes Klima bekam, werde ich im nächsten Kapitel im Zusammenhang mit andern geologischen Fragen besprechen.»

Über die Sandwichinseln schreibt derselbe Forscher (a. a. O., S. 127):

»Die wesentlichste Bedingung für die Weiterentwicklung eines Theiles der durch Orkane herangewehten oder durch Vögel herbeigetragenen Samen war auf den Sandwich-Inseln vorhanden, nämlich offenes Terrain: — — —.»

In gewisser Hinsicht analog hat zur Entwicklung der Hochgebirgsflora der Umstand beigetragen, dass sich bei der Bildung der Gebirge der Vegetation beständig neues offenes Land dargeboten hat. In dem »Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt« (I. Theil, S. 89) finden wir den folgenden beleuchtenden Ausspruch:

»Wenn 2 von einander entfernte Gebirgssysteme wie etwa die Alpen und der Kaukasus sich über das umliegende Land bedeutend erheben, so wird in einem jeden ein Teil der Pflanzen, welche vorher in dem flachen oder nur wenig gehobenen Lande existirten, im Stande sein, an dem Gebirge hinaufzusteigen, ein anderer Theil muss aber in der untern Region verbleiben; wenn nun an dem Fuss der beiden Gebirgssysteme die Flora eine gleichartige war, so werden auch im Ganzen dieselben Pflanzen an beiden Gebirgssystemen hinaufsteigen. Durch

die Hebung des Landes ist aber auch mehr Fläche geschaffen, das ursprüngliche Gleichgewicht, welches unter den Pflanzen des nicht gehobenen Terrains bestand, wird in ähnlicher Weise gestört, als wenn ein Land durch Austrocknen einer grossen Meeresbucht vergrössert wird. Während vor der Hebung von den entstehenden Varietäten nur wenige zur Entwicklung gelangten und die absterbenden Exemplare durch solche ersetzt waren, welche in gleicher Weise den örtlichen Verhältnissen angepasst waren, war jetzt in dem gehobenen Lande auch noch Platz für andere Varietäten. Bei der Mannigfaltigkeit der Existenzbedingungen, die nun in dem gehobenen Gebirge schon durch die Verschiedenheit der Exposition und die verschiedene Feuchtigkeit gegeben waren, konnten von den in Gesellschaft der Stammarten entstandenen Varietäten mehr als früher zur Entwicklung gelangen. So mussten also an den Grenzen, welche den einzelnen Arten in ihrer Verbreitung nach oben gezogen waren, neue, später zu Arten werdende Varietäten entstehen, die befähigt waren, in noch höheren Regionen zu existieren, oder solche, die bei der allmählig fortschreitenden Hebung des Gebirges wenigstens nicht herabzusteigen brauchten. Das Resultat dieser theoretischen Betrachtung ist, dass in den ersten Gebirgen die Pflanzen der höheren Regionen in verwandtschaftlicher Beziehung zu denen der niederen Regionen stehen mussten.»

Zur weiteren Beleuchtung der Rolle, die ENGLER dem neuen Land für die Entwicklung der Vegetation beimisst, sei hier noch folgende Äusserung über Ceylon, Japan und Neuseeland wiedergegeben, über Gebiete also, wo neues Land nicht in grösserem Umfang entstanden ist (II, S. 134; die Sperrung ist von mir):

»Ceylon und Japan sind Gebiete, welche entschieden den Charakter ihrer Flora seit der Entwicklung der Angiospermen nur wenig geändert haben, sie sind beide dem Festland verhältnissmässig nahe gelegen; es konnten daher viel öfter Keime continentaler Pflanzen dahin gelangen; klimatische Aenderungen waren hier geringer, als auf dem Festland, die älteren Typen konnten sich hier leichter erhalten, als ihre den klimatischen Aenderungen auf dem Continent ausgesetzten Verwandten. *Da auf diesen Inseln unbesiedeltes Land in geringerem Maasse vorhanden war und Neuland sich nur wenig bildete, so konnten auch nur wenige Typen zu reichere Weiterentwicklung gelangen.*

Neu-Seeland ist offenbar ein altes Land, die Möglichkeit eines ehemaligen Zusammenhanges mit den antarktischen Ländern oder im Norden mit Ostaustralien will ich hier nicht discutieren. Veränderungen haben hier entschieden stattgefunden, denn die einstige grössere Ausdehnung der Gletscher ist nicht wegzuleugnen. Die Folge davon war, dass einzelne die Gebirge bewohnende Gattungen, wie *Veronica*, *Ranunculus*, *Celmisia*, *Olearia*, *Coprosma*, eine grössere Anzahl von Arten entwickelten; von den endemischen Gattungen jedoch sind auch hier nur wenige zu einer grösseren Anzahl von Arten gelangt, wie in Japan und Ceylon. Die geologischen Verhältnisse zeigen, dass hier ausser dem vulkanischen Terrain nur wenig neues Land gebildet wurde, das tertiäre Gebiet ist nur auf der Südinsel etwas stärker vertreten.»

Ein Analogon — wenn auch in anspruchsloser Form — zu den hier vorausgesetzten Verhältnissen, die in vergangener Zeit einen weitreichenden Einfluss auf die Entwicklung der Vegetation ausgeübt haben müssen, scheint man heute in weiten Teilen Fennoscandias in der säkularen Landhebung zu haben. Auch hier hat sich entblösst und entblösst sich immer noch neues Land, das anfangs für die Arten der Meeresufer und später, jenachdem sich das Land gehoben hat, auch für die Arten anderer Standortstypen geeignet ist. Der Umstand, dass es hier stellenweise einen Schärenarchipel gibt und dass das heutige Festland in früheren Zeitperioden das Stadium eines Schärenarchipels durchgemacht hat, bringt es ausserdem mit sich und hat es auch früher mit sich gebracht, dass sich die Vegetation in ausgedehntem Masse in voneinander in gewissem Sinn isolierten Gebieten weiterentwickelt hat. *In Fennoscandia müssen also infolge der Landhebung gute Bedingungen für die Ausbildung neuer Formen innerhalb entwicklungskräftiger Gattungen vorhanden gewesen sein.* Eine solche Formenbildung ist ja auch vor sich gegangen, so namentlich in den Gattungen *Hieracium*, *Taraxacum* und *Rosa*. Es scheint offenbar zu sein, dass sie jedenfalls von der in Fennoscandia während Jahrtausenden erfolgten Landhebung begünstigt worden ist, ähnlich wie sie in den mitteleuropäischen Alpen in den dort herrschenden Verhältnissen günstige Bedingungen gefunden hat.

In bezug auf die Gattung *Hieracium* sei hier bemerkt, wie beispielsweise Finnland, dessen erste Bewachsung nach der Eiszeit kaum mehr als 6—7 Tausend Jahre vor Ch. zurückgeht, eine sehr formenreiche *Hieracium*-Flora mit mehreren progressiven endemischen Arten von sehr beschränkter Verbreitung, einige mit Vorkommen an einer einzigen Lokalität, aufweist. *Man hat hier Gelegenheit, das Resultat einer Artenbildung in einer späten Zeitperiode zu studieren, in einer Periode, die recht genaue Zeitbestimmungen hinsichtlich des Alters des Geländes und damit in vielen Fällen auch in betreff der Entstehung der neugebildeten Formen ermöglicht. Aber hier muss sich daneben für einen Systematiker eine gute Gelegenheit zum Studium der noch heutigentages offenbar andauernd vor sich gehenden Differenzierung bieten.* Hierüber seien an dieser Stelle nur einige andeutende Worte gesagt.

Macht man sich auf Åland an ein eingehendes Studium mancher *Piloselloidea*-Formen sowie auch Formen von *Rigida* und *Oreadeae*, so findet man, dass innerhalb einer und derselben Art oft auf verschiedenen Inseln und in verschiedenen Teilen der Landschaft beträchtliche Variationen herrschen. Eine Formensystematisierung der Rangstufe, mit der der Systematiker im allgemeinen operiert, ist hier in vielen Fällen ganz unmöglich. Die Differenzen sind zu gering und unsicher, aber der Spezialist kann nicht umhin, sie zu

beachten. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass man hier vor Ansätzen einer künftigen Differenzierung steht. — Das hier vorgebrachte Problem wird in einer späteren Studie zu erneuter Behandlung aufgenommen werden.¹⁾

Auf die Frage der Landhebung werde ich im folgenden Kapitel zurückkommen. Mehr auf Einzelheiten wird bei einer späteren Gelegenheit eingegangen werden.

Nur ein Umstand sei hier aber doch noch berücksichtigt. Ich meine den augenscheinlich sehr bedeutenden Einfluss der Landhebung auf die Gestaltung der *Ufervegetation*.

1) Da hier von der Neubildung systematischer Formen in der Gattung *Hieracium* und von den Bedingungen dazu die Rede gewesen ist, scheint es am Platze, die Aufmerksamkeit darauf zu lenken, dass diese Formenbildung in Finnland stark auch durch die früher im Lande herrschenden Bodenkulturbedingungen begünstigt worden ist.

Die Hauptsiedelplätze eines grossen Teils der *Piloselloidea*-Formen sind die sog. natürlichen Wiesen gewesen. Diese sind durch Entwässerung anmoorigen Geländes oder durch Abholzung der Baumbestände entstanden. Sie umfassten früher bedeutende Areale. An diesen ununterbrochen neu gewonnenen Standorten haben die *Piloselloidea*-Formen, die wahrscheinlich vor der Gewinnung dieser Wiesen verhältnismässig wenig zahlreich waren und ein recht spärliches Vorkommen hatten (wie es immer noch in Gegenden der Fall ist, die weniger von der Kultur berührt sind), einen sehr geeigneten Siedelplatz und günstige Vorbedingungen zur Differenzierung gefunden; vgl. J. P. NORRLIN: Suomen keltanot (*Hieracia florum fennicae*, ex A. J. MELA, Suomen Kasvio edit. V, quam curavit A. K. CAJANDER, 1906, S. 616). Sowohl der Formen als der Individuenreichtum ist hier sehr gross.

Während der letzten Jahrzehnte hat die Bodenkultur in einem grossen Teil des Landes einen bedeutenden Aufschwung genommen. Die »natürlichen Wiesen« sind unter den Pflug gekommen. Damit lebt auch ihre *Hieracium*-Vegetation im grossen ganzen nur noch in der Erinnerung fort. Viele von den Arten, die auf diesen natürlichen Wiesen gewachsen sind, sind sehr selten, auf ein gewisses natürliches pflanzengeographisches Gebiet des Landes oder auf ein einzelnes Kirchspiel oder nur auf eine einzelne Lokalität beschränkt gewesen. Es ist daher höchst wahrscheinlich, dass manche von ihnen jetzt eingegangen sind. Für diese Annahme sprechen sehr wahrscheinliche Gründe. Unter den Gegenden, in denen NORRLIN seine bedeutungsvollsten hieraciologischen Untersuchungen ausgeführt hat, befinden sich die Umgebungen des südlichen Päijänne und des Vesijärvi (Kirchspiele Hollola und Asikkala) sowie das Kirchspiel Korpilahti einige Meilen südlich von der Stadt Jyväskylä. Nach den Anweisungen NORRLINS habe ich in den Sommern 1915 und 1916 hier vergebens nach mehreren der von ihm unterschiedenen Formen gesucht. Ihre alten Siedelplätze sind zum beträchtlichen Teil kultivierte Äcker und Wiesen. Von dem einst herrschenden Individuenreichtum waren vielerorts höchstens noch Spuren zu konstatieren.

Bei der auf Åland herrschenden Landhebung wird es kaum mehr als ein Jahrhundert dauern, bis eine gewisse Uferpartie, die heute die ersten Möglichkeiten für eine Bewachsung bietet, sich schon in dem Grad über den Wasserspiegel erhoben hat, dass sie die erste geschlossene Baumvegetation (*Alnus glutinosa*) aufnehmen kann. Ist das Ufer auf weite Strecken sanftansteigend, was auf Åland wie an den Küsten Finnlands überhaupt oft der Fall ist, so werden diese hundert Jahre an dem betreffenden Platz einen Wechsel von vielen verschiedenen Gesellschaften sehen (auf Schwemmboden meistens zuerst mit dominierender *Triglochin maritimum*, dann mit tonangebender *Scirpus uniglumis*, darauf *Juncus Gerardi*, nach diesem *Festuca rubra* und schliesslich oft *Sesleria coerulea*; wo der Meeresboden steinig ist, verschiedene andere Assoziationen). Da die ökologischen Bedingungen an dem Ufer sich also sukzessiv verändern und das Alter der eigentlichen Ufervegetation (siehe S. 78) an einem gegebenen Platz kaum nennenswert ein Jahrhundert übersteigen wird, dürfte das Ufer der im allgemeinen mit den Jahren erfolgenden Stabilisierung der Pflanzendecke keine grösseren Aussichten bieten. Diese wird daher auch an den verschiedenen Ufern — sowohl in bezug auf die Arten als auch auf deren Zahl — auffallende Unterschiede zeigen. Diese Unterschiede können schon in ganz beschränkten Gebieten, nicht selten schon auf derselben Insel frappant werden und erscheinen in einem Gebiete von der Ausdehnung wie Åland höchst bedeutend. Ich verweise auf eine in Ausarbeitung befindliche Studie über die Ufervegetation.

4. Die Schärenlandschaftsnatur eines Gebietes als pflanzengeographischer Faktor.

Da Åland ein auf allen Seiten vom Meer umgebenes, dazu tief eingeschnittenes Land mit einem umgebenden, an Inseln und Schären reichen Archipel darstellt, ergibt sich eine erheblich grössere Länge der Uferkonturen, als sie im allgemeinen entsprechende Areale von Küstengelände aufweisen. Die Bedingungen, nicht nur für alle eigentlichen Strandgewächse, sondern auch für alle aus einer oder der anderen Veranlassung an die Nähe des Meeres gebundenen Arten (vgl. S. 114), Fuss zu fassen und sich auszubreiten, sind also auf Åland verhältnismässig sehr vorteilhaft. Dies muss selbstverständlich in der augenfälligsten Weise alle Arten mit beschränkterer Ausbreitungskapazität, d. h. überhaupt alle seltenen Arten begünstigen. Die Schärenlandschaftsnatur Ålands erhält ganz natürlich um so mehr Bedeutung, als sich innerhalb der Landschaft eine beträchtliche Landhebung geltend macht. Diese besagt ja in einer Schärenlandschaft einen um so beträchtlicheren Landgewinn.

Eine so stark zerschnittene Schärenlandschaft wie Åland, dazu mit einer bedeutenden Landhebung, stellt in der Tat eine recht vereinzelt dastehende Erscheinung dar.¹⁾ Sie zeigt der Pflanzengeographie einen selten wiederkehrenden Fall von sukzessiver und regelmässiger, sehr umfangreicher Entblössung neuen Landes (s. vorherg. Kapitel).

Es ist kaum zu bezweifeln, dass die Schärenlandschaftsnatur Ålands auf dessen Artenreichtum sowie auf die Frequenz vieler einzelnen Arten eingewirkt hat. Würde die gesamte Küstenkontur einigemale reduziert und sich dadurch der bei entsprechenden Küstenarealen gewöhnlichen an Länge nähern, so wären damit offenbar manche seltenen Arten, die jetzt auf die Küste beschränkt sind, nicht vorhanden oder wenigstens äusserst selten. Wir können folgende spärlich vorkommenden Arten nennen:

<i>Scirpus rufus</i>	<i>Orchis mascula</i>	<i>Lepidium latifolium</i>
<i>Carex arenaria</i>	<i>Herminium monorchis</i>	<i>Corydalis intermedia</i>
<i>C. norvegica</i>	<i>Cephalanthera longifolia</i>	<i>Agrimonia odorata</i>
<i>C. ornithopus</i>	<i>Suaeda maritima</i>	<i>Geranium columbinum</i>
<i>C. extensa</i>	<i>Salsola Kali</i>	<i>Mercurialis perennis</i>
<i>C. distans</i>	<i>Sagina maritima</i>	<i>Samolus Valerandi</i>
<i>Juncus balticus</i>	<i>Honkenya peploides</i>	<i>Calystegia sepium</i>
	<i>Melandrium viscosum</i>	<i>Campanula latifolia</i>
<i>Allium ursinum</i>	<i>Cakile maritima</i>	<i>Eupatorium cannabinum</i>

Der Einfluss, den die Schärenlandschaftsnatur Ålands auf dessen Vegetation und Flora ausgeübt hat, lässt sich jedoch in keiner Weise mit Hilfe von irgendwelchen Pflanzenverzeichnissen messen. Es wird weiter unten (S. 113) gezeigt werden, wie auf Åland innerhalb der Laubwiesenvegetation eine bedeutende Anzahl von Arten vorzugsweise oder nur im Schärenarchipel oder an der Küste, aus einer oder der anderen Ursache also an die Küste gebunden, auftritt. Bedeutend kleiner ist die Zahl der Arten, die vor allem oder ausschliesslich den inneren Teilen des Landes angehören. Die Artenzahl — auch abgesehen von den reinen Strandpflanzen — ist auf Åland in der Regel am grössten an der Küste. Dies ist ein bemerkenswertes Verhalten, das Beachtung verdient. Es scheint auch ausserhalb Ålands ausgedehnte Gültigkeit zu besitzen.²⁾ Dass gerade das Küstenareal auf Åland so aussergewöhnlich ausgedehnt ist, hat also

¹⁾ Eine fesselnde Schilderung des Schärenarchipels von Åland und Åbo, von dessen Tektonik und den geologischen Grundlagen seiner Entstehung liefert H. HAUSEN in dem Text zu dem Kartenblatt N:o 10 des Atlas von Finnland, 1910, »Ålands öch Åbo skärgård. 1. Geografisk öfversikt och geomorphologiska betraktelser» (S. 1—9).

²⁾ Wegen der eventuellen Ursachen dazu s. S. 115—116.

notwendigerweise fördernd auf die Frequenz recht zahlreicher Arten einwirken müssen und hat infolgedessen auch dazu beigetragen, der Vegetation auch in den einzelnen Teilen der Landschaft ihren artenreichen Charakter zu geben. In der Tat ist es auffällig, wie auf Åland eine ganze Reihe in entsprechenden klimatischen Gebieten überhaupt seltene und spärlich auftretende Elemente mit überraschend hoher Frequenz anzutreffen sind.

Auch in der Hinsicht kann die Schärenlandschaftsnatur Ålands einen Einfluss ausgeübt haben, dass die trennenden Gewässer — während des Winters eisbedeckte Flächen — die Ausbreitung mancher Arten begünstigt haben mögen.

Wenn man erwägt, welchen Einfluss die Schärenlandschaftsnatur Ålands auf die Gestaltung seiner Vegetation ausübt und in früherer Zeit ausgeübt hat, darf man schliesslich nicht übersehen, dass die Küstenkonturen der Landschaft (wie auch weiter Teile von Fennoscandia) während der vor sich gehenden Landhebung bedeutende Veränderungen erlitten haben. Bei der Kupiertheit und über weite Strecken tiefen Lage der Landschaft braucht man sich das Wasserniveau nicht mehr als einige wenige Meter über dem gegenwärtigen zu denken, und die Küstenkontur der Landschaft wird bedeutende Veränderungen zeigen. So ist es beispielsweise nicht viele Jahrhunderte her, dass eine Wasserstrasse (jetzt niedrige Wiesen, Laubwiesen und Bodenkulturen) zwischen der Postad-Föhrde (Postad-fjärd) und der Gegend um Kungsö in Jomala Fasta Åland in zwei Teile teilte. Auch die am weitesten vom Meeresufer entlegenen Teile der Landschaft haben vor gar nicht so vielen Jahrhunderten Strandpartien mit Salzwasser gehabt. Alles dies ist nicht zuletzt bei der Erörterung der Bedingungen für die Ausbreitung der Pflanzen zu beachten. (Siehe in diesem Zusammenhang die Darstellung S. 16.)

Ich habe früher in dieser Schrift (S. 15—16) und vorher in meinen Studien über die Laubwiesen (1915—1917, S. 480—481, 615 = 1922 B, S. 4—5, 118—119) und über die Entfernung als pflanzengeographischen Faktor (1921, S. 21—24) die Aufmerksamkeit auf die in vieler Hinsicht einzigartigen, aber im grossen ganzen vernachlässigten Voraussetzungen gelenkt, die eine Schärenlandschaft der pflanzengeographischen Forschung bietet.¹⁾ Die beiden genann-

¹⁾ In den Laubwiesenstudien des Verf. wird 1917, S. 615 = 1922 B, S. 118, hervorgehoben:

»Für ein solches exaktes Studium der Frequenz der einzelnen Arten und der wirklichen Artkombination unter gewissen vorhandenen Bedingungen könnte es kaum einen geeigneteren Ausgangspunkt geben als eine Schärenarchipel-landschaft wie Åland. Wohl abgegrenzte, zu Ausgangspunkten geeignete Gebiete finden sich nämlich hier in grosser Menge, und, wie S. 4 (= 481) hervorge-

ten Studien wie auch die vorliegende haben dieses Arbeitsfeld auch einigermaßen auszunutzen versucht. Es bleibt noch viel zu tun, und es ist meine Hoffnung, in absehbarer Zukunft neue Resultate vorlegen zu können. Dabei werde ich versuchen, auch aus anderen Gesichtspunkten als den bisher betrachteten von dem Zeugnis des Schärenarchipels zu lernen.

Die åländische Schärenlandschaft, wie der Schärenarchipel Fennoscandias überhaupt, liegt so nahe bei dem nächsten Festland, dass sich ihre Vegetation und Flora offenbar im grossen ganzen nach denselben Gesetzen wie dort entwickelt haben. Dass sich zugunsten dieses Schärenarchipels infolge der säkularen Landhebung sukzessiv neues Terrain entblösst hat, muss jedoch wohl dem Ganzen ein gewisses spezifisches Gepräge verliehen haben. Ebenso bewirkt der Umstand, dass man in dem Schärenarchipel mit der Zusammensetzung der Flora und Vegetation auf *relativ kleinen* und dazu *wohlumgrenzten* Gebieten operieren kann, dass die Forschung sich hier Vorzüge ähnlich denen zunutze machen wird, welche dazu beigetragen haben, die Erforschung der Pflanzenwelt der *ozeanischen* Inseln so verlockend zu machen. Ich denke beispielsweise an das begrenzte Areal dieser ozeanischen Inseln, an ihr bezüglich der Zahl der Formen in der Regel stark beschränktes und daher leichter übersehbares Artenmaterial. Ich habe weiter die Zeugnisse im Auge, die sie über die Wanderungen und die Wanderungskapazität der Arten liefern, alles Dinge, die zwar auf den Kontinenten mehr oder weniger Entsprechendes haben, aber dort schwieriger zu beobachten sind, weil es da solche scharfen Begrenzungen der Gebiete wie bei den Inseln nicht gibt. Offenbar wird auch das Studium eines Schärenarchipels wie des åländischen dazu beitragen, auch über die Entstehung und Art der Flora der ozeanischen Inseln Licht zu verbreiten. Entsprechende Erscheinungen — wenn auch in gewisser Hinsicht im Kleinen und in gewisser Beziehung nur im Werden — zeigen sich auf den grösseren und kleineren Inseln des Schärenarchipels in grosser Ausdehnung. Ich werde in einer späteren Studie auf diesen Gegenstand zurückkommen.

hoben wurde, sind die Gebiete von sehr wechselndem Umfang, aber nicht so bedeutend, dass nicht eine exakte Erforschung derselben möglich wäre. Sowohl in der hier berührten Hinsicht wie ganz sicher für die Lösung mancher anderen pflanzengeographischen Frage, beispielsweise von Fragen nach der Wanderung der Arten, bietet unser Land mit seinem einzig dastehenden Schärenarchipel spezifische Ausgangspunkte, die von uns nicht unbeachtet gelassen werden dürfen. *Die Landhebung, die diesem Schärenarchipel andauernd neues Land zuführt, trägt weiter dazu bei, ihre Voraussetzung in der bezeichneten Hinsicht zu erhöhen.*»

5. Der mosaikartig zersplitterte Landschaftscharakter als wirksamer Faktor.

Noch sei auf einen Umstand aufmerksam gemacht, der ganz gewiss bei der Entwicklung der Flora Ålands eine bedeutende Rolle gespielt hat, der aber sicher schwer durch exakte Beispiele zu beleuchten ist. Da mein Material auch vorläufig noch unvollständig ist, will die folgende Darstellung nur eine kurze Andeutung geben und dadurch zu einer näheren Untersuchung der Frage auffordern.

Die Bedeutung des hinreichenden Vorhandenseins geeigneter Standorte.

Vergleicht man die Frequenz der Arten in zwei Gebieten, wo sich günstige Standorte in verschiedenem Grade darbieten, so findet man für mehrere Arten, zunächst für die selteneren, dass die Zahl der Fundorte in den beiden Gebieten nicht in derselben Proportion zu der Zahl der geeigneten Standorte steht. Vielmehr nimmt sie in stärkerer Progression als die Zahl dieser ab. Das Gesagte erscheint ganz natürlich: Je geringer die Zahl geeigneter Standorte für eine Art ist, desto kleiner werden selbstverständlich für die Art die Aussichten, durch ihre Ausbreitungsmittel einen Siedelplatz zu finden. Die reduzierte Anzahl der Siedelplätze ist hinwieder ganz gewiss gleichbedeutend mit einer reduzierten Anzahl von Ausgangspunkten für ein andauerndes Vorrücken nach neuen Siedelplätzen und also mit ständig reduzierten Aussichten bei einem neuen Vorstoss. *Eine gewisse Mindestzahl geeigneter Standorte dürfte also in der Regel eine Voraussetzung für das Vorkommen einer Art in einem gewissen Gebiete bilden.*

Zu dem Gesagten stimmt es, dass isolierte Siedelplätze in der Regel keine artenreiche Flora bieten. Es ist ja auch ein von altersher beachtetes Verhalten, dass beispielsweise die Flora auf isolierten Bergen artenärmer ist als auf vergleichbaren Arealen innerhalb von Gebirgsketten. Die Flora der ozeanischen Inseln ist arm an Arten. Dasselbe gilt augenscheinlich von alleinliegenden Seen und allen anderen Standortstypen. Es gilt nicht nur von Plätzen, die durch grosse Entfernungen isoliert sind; es gilt auch innerhalb stark begrenzter Gebiete.¹⁾ (Hier sei auf die Flora der Felsbuckel hingewiesen; s. S. 112.) Die wirkliche Artenarmut hat man sich jedoch oft nicht klargemacht, da man

¹⁾ Zur Erhärtung des zuletzt Gesagten will ich präliminär auf die Flora der Moore in den åländischen Schärenkirchspielen hinweisen. Die Moore sind hier gering an Zahl und ganz natürlich unbedeutend von Areal. Ihre Vegetation ist auch durch eine ausserordentliche Artenarmut gekennzeichnet im Vergleich zu dem an Mooren reichen Fasta Åland. Einzelne Arten dominieren viel häufiger in der Pflanzendecke.

im allgemeinen mehr die positiven Vorkommnisse, besonders ungewöhnliche, anmerkt als das, *was fehlt*, zumal wo es sich um häufige Arten handelt. Das für die Behandlung der Frage verfügbare Material ist daher unbedeutend.

Zu der hohen Artenzahl Ålands hat ganz gewiss beigetragen, dass es für die Mehrzahl der Arten einen guten und teilweise recht gleichmässigen Vorrat an geeigneten Siedelplätzen gibt.

Die Bedeutung wechselnder Standortverhältnisse für eine artenreiche Flora.

Was oben über die Bedeutung eines genügenden Vorrats an geeigneten Siedelplätzen für die Ausbreitung einer Art gesagt worden ist, leitet ungeachtet zu einem anderen hiermit zusammenhängenden Umstand über. Ich meine die Bedeutung wechselnder Standortverhältnisse für eine artenreiche Flora.

Hierbei ist selbstredend nicht an das blosse Vorkommen von geeigneten Standorten für diejenigen Arten gedacht, welche Voraussetzungen zum Sesshaftwerden innerhalb des Gebiets besitzen können. Das scheint eine ganz selbstverständliche Voraussetzung zu sein.¹⁾ Ich ziele darauf, dass sich die Voraussetzungen für eine artenreiche Flora in dem Grade vermehren, wie das für eine Art geeignete Areal innerhalb des Gebietes in kleinere Flecken zersplittert, also nicht zusammenhängend ist, mit anderen Worten, wie die Natur abwechslungsreich ist.

Die Richtigkeit des Gesagten tritt auf Åland vielerorts hervor. Wo die verschiedenen Standortstypen innerhalb eines Gebietes grössere zusammenhängende Areale einnehmen, wo es also eine kleinere Zahl wenn auch in bezug auf die Grösse bedeutenderer Standorte desselben Typus gibt, da ist der Artenreichtum geringer als innerhalb eines gleich grossen und im übrigen entsprechenden Gebietes, wo sich eine grössere Zersplitterung der verschiedenen Standortsareale geltend macht. Es ist begreiflicherweise nicht leicht,

¹⁾ In mehreren Schriften hat JACCARD die Beziehung zwischen der Artenzahl und den ökologischen Bedingungen erörtert, so z. B. 1900 (S. 130): »La richesse en espèces, et surtout la proportion des espèces spéciales à un seul des territoires comparés, est sensiblement proportionnée à la variété des conditions biologiques.»

In der Schrift von 1902 (A) lesen wir (S. 77): »C'est presque un lieu commun d'avancer que la flore d'une région accidentée à substratum complexe est plus riche que celle d'un territoire uniforme, mais je n'aurais jamais supposé *a priori* qu'il existât, entre la richesse florale et la diversité biologique d'une contrée, une relation étroite, presque mathématique, ainsi que j'ai réussi à l'établir par l'étude phytostatique de quelques régions des Alpes.», sowie S. 75: »La richesse florale d'une contrée est directement proportionnelle à la diversité de ses conditions oecologiques.» (Ungefähr mit denselben Worten S. 79 u. 122; s. auch S. 82 u. 85).

ein Verhalten von der relativen Natur wie das hier dargelegte durch Tatsachen zu erhärten, und ich beschränkte mich darauf, diesmal nur die Aufmerksamkeit auf den Tatbestand zu lenken.¹⁾

Ich denke mir die Sache folgendermassen.

Wo das für eine Art geeignete Areal in viele kleinere Stücke zersplittert ist, da hat diese vergleichsweise gute Aussichten, einen der Plätze zu erreichen, bevor sie ganz von anderen Arten besetzt worden sind. Ein glücklicher Zufall hat hier einen bedeutenden Spielraum. Wo hinwieder das Areal auf eine kleinere Anzahl Flächen verteilt ist, da haben die auf einer Fläche zuerst angesiedelten Arten gute Aussichten, durch vegetative oder generative Vermehrung das ganze geeignete Terrain in Besitz zu nehmen, bevor die übrigen Aspiranten von ihren mehr oder weniger entfernten Siedelplätzen zu dieser Fläche gelangt sind. Ich weise darauf hin, wie sich die Vegetation über solche weiten gleichartigen Flächen hin oft sehr einheitlich und artenarm gestaltet, trotzdem das Terrain für viele andere Arten, die dazu vielleicht in der Nachbarschaft andere ähnliche Flächen einnehmen, geeignet ist. — Auch insofern ist die grössere Zersplitterung der verschiedenen Standortstypen bedeutungsvoll geworden, als in grösserer Anzahl allerhand Zwischenformen zwischen diesen Typen entstanden sind, mit anderen Worten eine grössere Mannigfaltigkeit von Kombinationen mit verschiedenen Lebensbedingungen geschaffen worden ist.

Ein Land mit stärker wechselnden, ich möchte sagen mehr mosaikartig wechselnden Naturverhältnissen als Åland gibt es kaum. Auch in dieser Hinsicht sind die Voraussetzungen für eine artenreiche Flora günstige gewesen.

Den schärfsten Gegensatz zu Åland bietet in der hier berührten Hinsicht z. B. das österbottnische Küstengebiet. Vielleicht haben wir hier eins von den Momenten, welche die artenarme Flora des letzteren erklären. Dass die von einer artenreichen Flora entfernte Lage offenbar auch von Einfluss gewesen ist, ist 1917, S. 629 (= 1922 B, S. 131) hervorgehoben worden.

¹⁾ Es ist bemerkenswert, dass die zentraleren Teile des Kirchspiels Jomala trotz des Vorhandenseins geeigneter Lokalitäten recht viele Arten vermissen lassen, die in den umliegenden Teilen der Landschaft mehr oder minder reichlich vorkommen und auch in den Küstengegenden des Kirchspiels anzutreffen sind. Vielleicht liegt die Ursache hierzu teilweise in dem Umstand, dass das Kirchspiel Jomala beträchtlichen Teilen nach für åländische Verhältnisse relativ wenig hügelig ist. Möglicherweise hat auch die Tatsache eingewirkt, dass das Meer verhältnismässig wenig in das fragliche Kirchspiel einschneidet und dass dies — im Hinblick auf das weniger bewegte Terrain — auch in vergangenen Zeiten wenig der Fall gewesen ist. Für manche Arten sind also die Einwanderungsmöglichkeiten vielleicht ungünstigere gewesen als in angrenzenden Teilen der Landschaft.

IV.

Einige Züge der Verteilung der Arten auf Åland und die wahrscheinlichen Ursachen dazu.

Eine eingehende Kenntnis der Frequenz der Arten und der Weise ihrer Verteilung innerhalb eines bestimmten Gebietes muss in vieler Hinsicht von Interesse sein. Schon die Tatsache an sich fesselt den Botaniker. Die Verbreitungsverhältnisse einer Art stellen einen der Ausdrücke ihres Wesens dar. Die Feststellung dieser Verhältnisse ist für den Botaniker, was die Aufzeichnung der geschichtlichen Tatsachen für den Historiker ist. Sie bedeutet für die Zukunft die Festhaltung eines Florenbildes, das sich mit der Zeit verändert. Aber das Material hat auch ein tieferes Interesse. Es fixiert in gewissem Umfang, in welchem relativen Grad die einzelnen Arten von den herrschenden klimatischen und edaphischen Verhältnissen begünstigt werden. Es veranschaulicht gewissermassen ihre relative Ausbreitungskapazität; also ihre relativen Stärkenverhältnisse im Kampf um den Raum. Es muss also auch einen wertvollen Ausgangspunkt für die Prüfung der Ausbreitungsweise, der Ausbreitungswege der einzelnen Arten, ihrer eventuellen Aussichten zu fortgesetzter Ausbreitung liefern. Wo sich eine Art an einer ihren Grenzlinien befindet, muss dies einen Leitfaden zur Beurteilung der Ursachen ihres Aufhörens daselbst geben (siehe S. 102).

Um dem oben hervorgehobenen Zweck dienen zu können, muss das Material sehr gross, planmässig gesammelt und gleichförmig sein. Wo eine Ungleichmässigkeit in der Verbreitung notiert wird, muss sicher festgestellt sein, dass eine solche wirklich vorliegt, nicht bloss ein Versehen bei der Einsammlung des Materials, wie es so oft der Fall ist. Ein Material, das in dieser Hinsicht recht grossen Anforderungen genügt, besitze ich für die åländische Laubwiesenvegetation und Strandvegetation.¹⁾ Die Zahl der aufgezeichneten Fundorte übersteigt für eine beträchtliche Menge Arten 200. Auch für die Nadel-

¹⁾ Siehe meine Studien von 1915, S. 44; 1917, S. 484–486 = 1922 B, S. 7–9; 1924, S. 32.

waldvegetation liegt (1922) ein recht vollständiges Material vor, wiewohl nicht von demselben Umfang wie für die viel abwechslungsreicheren Laubwiesen. Für andere Formationen sind noch Ergänzungen erforderlich. Die Grundzüge der Verbreitung der Arten gehen jedoch schon aus meinen Aufzeichnungen hervor.

Unten folgt eine Durchmusterung der Verbreitungsverhältnisse der Arten auf Åland, wobei vor allem die Laubwiesenvegetation eingehender betrachtet werden soll.

1. Gleichmässig verbreitete Arten.

a. Die Laubwiesenvegetation.

Von den 324 Arten der Laubwiesenvegetation sind $142 = 43,8\%$ im ganzen gleichmässig und mehr oder weniger allgemein über die ganze Landschaft verbreitet.¹⁾ Jede dieser Arten ist aus sämtlichen Kirchspielen aufgezeichnet²⁾ und zwar in einem Grad, der zu der Zahl geeigneter Standorte in gleichem Verhältnis steht. Diese Arten sind also von den in dem Gebiet herrschenden Klima- und Standortsverhältnissen begünstigt. Ihre Ausbreitungskapazität ist offenbar stark. Die Arten sind:³⁾

1) Bei den Studien über die Laubwiesenvegetation (1915—1917) sind die Kirchspiele Kumlinge und Brändö nicht berücksichtigt worden (vgl. 1915, S. 1).

2) Wie aus meiner Studie »Die Entfernung als pflanzengeographischer Faktor« (S. 56, 71) hervorgeht, ist die Einteilung Ålands in Kirchspiele im grossen ganzen auch geographisch wohl motiviert.

3) Es ist zu erwähnen, dass es ausser den untenstehenden Arten verschiedene andere gibt, die auf Åland häufig sind und seine Vegetation charakterisieren; sie sind nicht in das Verzeichnis aufgenommen, weil ihre Frequenz in einem oder dem anderen Gebiet geringer als in den übrigen ist. Es sei bemerkt, dass schon meine Studie »Die Entfernung als pflanzengeographischer Faktor« (1921, S. 75) 186 Arten mit Vorkommen in sämtlichen Kirchspielen aufzählt. — Unter den untenstehenden Arten gibt es selbstverständlich viele verschiedene Frequenzgrade. Indes gehört es nicht zum Programm dieser Studie, hierauf einzugehen. Ich werde in einer späteren komplettierenden Behandlung der Vegetation der Laubwiesen zu der Frage zurückkehren. Eine Einteilung nach der Frequenz wird schon in meinen Laubwiesenstudien (1915—1917, S. 510—517 = 1922 B, S. 29—34) gegeben; sie bezieht sich jedoch nur auf die Schärenkirchspiele Kökar, Föglö, Lemland und den Nordwestlichen Schärenarchipel und bedarf für die Landschaft als Ganzes der Vervollständigung.

Arten mit gleichmässiger Verbreitung.¹⁾

<i>Juniperus communis</i>	<i>Corylus avellana</i>	<i>Rosa canina</i>
<i>Populus tremula</i>	<i>Alnus rotundifolia</i>	<i>R. coriifolia</i>
<i>Salix pentandra</i>	<i>Ribes alpinum</i>	<i>R. mollis</i>
<i>S. caprea</i>	<i>Sorbus Aucuparia</i>	<i>Prunus Padus</i>
<i>S. cinerea</i>	<i>Rubus idaeus</i>	<i>Rhamnus cathartica</i>
<i>S. aurita</i>	<i>Rosa glauca</i>	<i>Fraxinus excelsior</i>
<i>S. nigricans</i>		
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	<i>Dactylis glomerata</i>	<i>Carex muricata</i> (coll.)
<i>Milium effusum</i>	<i>Poa trivialis</i>	<i>C. leporina</i>
<i>Agrostis vulgaris</i>	<i>P. pratensis</i>	<i>C. Goodenowii</i>
<i>Aira caespitosa</i>	<i>P. nemoralis</i>	<i>C. pilulifera</i>
<i>A. flexuosa</i>	<i>Festuca rubra</i>	<i>C. pallescens</i>
<i>Avena pubescens</i>	<i>F. ovina</i>	<i>C. panicea</i>
<i>Triodia decumbens</i>	<i>Bromus mollis</i>	<i>Luzula pilosa</i>
<i>Melica nutans</i>	<i>Nardus stricta</i>	<i>L. campestris</i>
<i>Briza media</i>	<i>Scirpus pauciflorus</i>	<i>L. multiflora</i>
<i>Cystopteris fragilis</i>	<i>Cerastium vulgare</i>	<i>Fragaria vesca</i>
<i>Dryopteris Filix mas</i>	<i>C. semidecandrum</i>	<i>Potentilla argentea</i>
<i>Dr. spinulosa</i>	<i>Moehringia trinervia</i>	<i>P. verna</i>
<i>Athyrium Filix femina</i>	<i>Arenaria serpyllifolia</i>	<i>P. erecta</i>
<i>Polypodium vulgare</i>	<i>Viscaria vulgaris</i>	<i>Geum urbanum</i>
<i>Ophioglossum vulgatum</i>	<i>Silene nutans</i>	<i>G. rivale</i>
<i>Botrychium Lunaria</i>	<i>Dianthus deltoides</i>	<i>Filipendula Ulmaria</i>
<i>Allium oleraceum</i>	<i>Ranunculus auricomus</i>	<i>F. hexapetala</i>
<i>Majanthemum bifolium</i>	<i>R. acris</i>	<i>Agrimonia Eupatoria</i>
<i>Polygonatum odoratum</i>	<i>R. polyanthemus</i>	<i>Trifolium repens</i>
<i>Convallaria majalis</i>	<i>R. bulbosus</i>	<i>Tr. arvense</i>
<i>Paris quadrifolia</i>	<i>Draba verna</i>	<i>Tr. pratense</i>
<i>Orchis maculata</i>	<i>Stenophragma thalianum</i>	<i>Tr. medium</i>
<i>Platanthera bifolia</i>	<i>Arabis hirsuta</i>	<i>Vicia tetrasperma</i>
<i>Listera ovata</i>	<i>Sedum maximum</i>	<i>V. Cracca</i>
<i>Rumex Acetosa</i>	<i>S. album</i>	<i>Lathyrus pratensis</i>
<i>R. Acetosella</i>	<i>S. acre</i>	<i>Geranium sanguineum</i>
<i>Stellaria graminea</i>	<i>Rubus saxatilis</i>	<i>G. silvaticum</i>

¹⁾ In dem untenstehenden Verzeichnis sind auch einige Arten enthalten, die im Schärenarchipel etwas häufiger sind als auf Fasta Åland. Davon abgesehen ist ihre Verbreitung gleichmässig. — Zieht man auch die Kirchspiele Kumlunge und Brändö in Betracht, so fallen die unten genannten Arten weg:

<i>Salix pentandra</i>	<i>Athyrium Filix femina</i>	<i>Vicia tetrasperma</i>
<i>S. cinerea</i>	<i>Listera ovata</i>	<i>Polygala vulgaris</i>
<i>S. nigricans</i>	<i>Sedum album</i>	<i>Primula farinosa</i>
<i>Rosa glauca?</i>	<i>Trifolium arvense</i>	

<i>Linum catharticum</i>	<i>Lysimachia vulgaris</i>	<i>Rhinanthus minor</i>
<i>Polygala vulgaris</i>	<i>Trientalis europaea</i>	<i>Plantago lanceolata</i>
<i>Hypericum quadrangul.</i>	<i>Myosotis arvensis</i>	<i>Galium uliginosum</i>
<i>Viola Riviniana</i>	<i>M. collina</i>	<i>G. boreale</i>
<i>V. canina</i>	<i>M. micrantha</i>	<i>G. verum</i>
<i>Chamaenerium angustifol.</i>	<i>Prunella vulgaris</i>	<i>Campanula rotundifolia</i>
<i>Anthriscus silvestris</i>	<i>Veronica serpyllifolia</i>	<i>C. persicifolia</i>
<i>Carum Carvi</i>	<i>V. arvensis</i>	<i>Erigeron acris</i>
<i>Pimpinella Saxifraga</i>	<i>V. verna</i>	<i>Antennaria dioica</i>
<i>Angelica silvestris</i>	<i>V. Chamaedrys</i>	<i>Achillea Millefolium</i>
<i>Heracleum sibiricum</i>	<i>V. officinalis</i>	<i>Chrysanthemum Leucanth.</i>
<i>Calluna vulgaris</i>	<i>Melampyrum pratense</i>	<i>Tanacetum vulgare</i>
<i>Primula veris</i>	<i>M. silvaticum</i>	<i>Centaurea Jacea</i>
<i>P. farinosa</i>	<i>Euphrasia officinalis</i>	<i>Hieracium Pilosella</i>

Unter den obigen Arten kommen Bäume, Sträucher, Gräser und Kräuter vor. Es finden sich darunter Arten mit den verschiedensten Ausbreitungsweisen. Eine fesselnde Aufgabe wäre es, die Biologie dieser Arten näher zu erforschen, um herauszufinden, weshalb gerade sie eine so grosse und so gleichmässige Verbreitung haben. Das Verhalten ist naturgemäss sehr kompliziert. Ganz sicher wird man für manche Arten eine sehr schnelle Ausbreitung als Ursache feststellen, also gute Aussichten, frühzeitig an einen disponiblen Siedelplatz zu gelangen, in anderen Fällen vielleicht eine geringere Schnelligkeit, aber grosse Möglichkeiten, in Konkurrenz mit anderen Arten Fuss zu fassen und sich zu behaupten. Dieses Problem muss ich für einen späteren Aufsatz ruhen lassen. Es sind die ungleichmässig verbreiteten Arten, die uns diesmal zunächst interessieren. Diese sind es, die Exponenten für das Wirken der pflanzengeographischen Faktoren darstellen.

Von den oben aufgeführten Arten sind die meisten solche, die überhaupt in nahe gelegenen Gebieten mit den auf Åland herrschenden klimatischen Verhältnissen mehr oder weniger allgemein verbreitet sind. Sie ziehen begreiflicherweise weniger das Interesse auf sich. Desto bemerkenswerter ist es dagegen, dass Åland unter seinen am meisten und gleichmässigsten verbreiteten Arten mehrere zählt, die sich nur mit geringer Frequenz bis zum Festland erstrecken. Solche Arten sind: *Rosa canina*, *Rhamnus cathartica*, *Fraxinus excelsior*, *Filipendula hexapetala*, *Cerastium semidecandrum*, *Ranunculus bulbosus*, *Arabis hirsuta*, *Sedum album*, *Agrimonia Eupatoria*, *Geranium sanguineum*, *Polygala vulgaris*, *Primula farinosa*.

Um Missverständnissen vorzubeugen, muss hier noch ausdrücklich betont werden, dass hier oben nur Arten aufgezählt worden, die in dem ganzen Gebiet gleichmässig verbreitet sind. Zu den verbreiteteren Arten Ålands gehören

ferner eine bedeutende Anzahl südliche Elemente. Sie sind nicht in das Verzeichnis S. 94 aufgenommen, weil ihre Verbreitung nicht in allen Teilen der Landschaft völlig gleichmässig ist (vgl. Fussnote S. 93). Solche Arten sind: *Sorbus fennica*, *Rubus caesius*, *Sesleria coerulea*, *Carex pulicaris*, *Orchis sambucinus*, *Platanthera montana*, *Cardamine hirsuta*, *Saxifraga granulata*, *Potentilla reptans*, *Helianthemum Chamaecistus*, *Cynanchum vincetoxicum*, *Clinopodium vulgare*, *Origanum vulgare*, *Melampyrum cristatum*. — Auch seien beispielsweise folgende Arten angemerkt, die zwar an mehreren Stellen in Südfinnland angetroffen werden, aber doch nicht annähernd mit derselben Frequenz und Dichtigkeit wie auf Åland: *Rosa glauca*, *R. coriifolia*, *R. mollis*, *Briza media*, *Bromus mollis*, *Luzula campestris*, *Allium oleraceum*, *Trifolium arvense*, *Primula veris*, *Myosotis collina*, *Plantago lanceolata*.

b. Der Nadelwald.

Es ist nicht möglich, für die Nadelwälder Zahlen mitzuteilen, die den für die Laubwiesenvegetation gegebenen völlig entsprechen.¹⁾ Nadelwald fehlt in Kökar und ist in Sottunga und Föglö wesentlich auf mehr oder weniger felsige Böden beschränkt. Das Nadelwaldareal ist auch in den beiden letztgenannten Kirchspielen erheblich kleiner als in den übrigen. Die Zahl der gleichmässig verbreiteten Arten (von Kökar abgesehen) ist daher gleichfalls geringer, als es augenscheinlich der Fall wäre, wenn sich Sottunga und Föglö in jeder Hinsicht mit den übrigen Kirchspielen vergleichen liessen.

In sämtlichen Kirchspielen (mit Ausnahme von Kökar) kommen recht gleichmässig verteilt folgende 19 von den auf 58 fixierten Arten des Nadelwalds vor (die mit einem Sternchen versehenen sind schon als gleichmässig verbreitet in der Laubwiesenvegetation berücksichtigt):

<i>Pinus silvestris</i>	* <i>Aira flexuosa</i>	<i>Listera cordata</i>
<i>Picea Abies</i>	* <i>Luzula pilosa</i>	* <i>Rumex Acetosella</i>
* <i>Juniperus communis</i>		* <i>Viola Riviniana</i>
	<i>Dryopteris Phegopteris</i>	<i>Pyrola uniflora</i>
<i>Empetrum nigrum</i>	<i>Dr. Linneana</i>	* <i>Trientalis europaea</i>
<i>Vaccinium vitis idaea</i>	<i>Pteridium aquilinum</i>	<i>Linnaea borealis</i>
<i>V. Myrtillus</i>	* <i>Majanthemum bifolium</i>	
* <i>Calluna vulgaris</i>		

¹⁾ Bei den Studien über die Vegetation der Nadelwälder sind (1922 A) Kumlinge und Brändö nicht berücksichtigt worden. In Brändö kommt Nadelwald nur auf einigen Inseln im nördlichsten Teil des Kirchspiels vor; in Kumlinge ist er (in Form von Kiefernwald) wesentlich auf felsiges Gelände beschränkt.

Von den obigen Arten kommen alle ausser *Pyrola uniflora* und *Linnaea borealis* auch in dem Laubwiesengebiet Kökar vor.

Ist es schon schwierig, für die Flora der Nadelwälder nach denselben Grundsätzen wie für die Laubwiesenvegetation ein Verzeichnis über die wirklich gleichmässig verbreiteten Arten aufzustellen, so ist dies ähnlich mit der Flora der Ufer, Moore und Seen der Fall. Das Vorkommen geeigneter Standorte ist nämlich für manche hierhergehörigen Arten erheblich ungleichmässiger als für die Laubwiesenvegetation. Ich sehe daher auch von einem diesbezüglichen Versuch ab.

2. Nach Osten zu abnehmende Frequenz; die Entfernung als wirksamer Faktor.

Wie oben ersichtlich geworden ist, zeigt annähernd die Hälfte von den Arten der Laubwiesenvegetation auf Åland eine gleichmässige und allgemeine Verbreitung. Für die übrigen ist in einer oder der anderen Hinsicht eine Ungleichmässigkeit zu notieren.

Bei einer beträchtlichen Anzahl von diesen, zunächst solchen von mehr südländischem Gepräge, ergibt sich als gemeinsamer und bemerkenswerter Zug eine von Westen nach Osten abnehmende Frequenz, ein Verhalten, das für manche in einem vollständigen Aufhören schon eine kürzere oder längere Strecke vor der Ostgrenze der Landschaft resultiert. Dieser schon früher (S. 28 und 57) berührte Umstand ist Gegenstand und Ausgangspunkt meiner Studie »Die Entfernung als pflanzengeographischer Faktor«, 1921 gewesen, auf welche ich hier verweise. Der Sachverhalt sei an dieser Stelle nur mit einigen Worten berücksichtigt.

Diese nach Osten abnehmende Frequenz kann kaum mit veränderten klimatischen Verhältnissen und auch nicht in erwähnenswertem Grad mit veränderten Standortverhältnissen in Verbindung gebracht werden. Von den östlichen Kirchspielen weisen Föglö, Sottunga, Kökar und ganz besonders Kumlinge und Brändö eine sehr reich entwickelte Laubwiesenvegetation mit, wie es scheint, allen Möglichkeiten einer artenreichen Flora auf. Sie bieten in dieser Hinsicht ebenso günstige, teilweise günstigere Bedingungen als im Durchschnitt die westlichen Kirchspiele.¹⁾ Die östlichen Kirch-

¹⁾ Es sei hier bemerkt, dass das Areal der Laubwiesenvegetation in den genannten Kirchspielen auf alle Fälle bedeutender ist als in dem Kirchspiel Lemland, welches nebst Jomala die grösste Artenzahl aufweist. Laubwiesenvegetation ist in Lemland vor allem in dem westlichen Schärenarchipel zu finden; nur dieser Archipel nebst der Westküste ist vom Verf. unter der Rubrik Lemland berücksichtigt worden. Wie aus des Verf. Studie von 1921 (S. 41) hervorgeht, sind die Kirchspiele Saltvik und Sund infolge ihrer starken Bodenkultur nicht ganz mit den übrigen Kirchspielen vergleichbar.

spiele zeigen auch eine ganze Reihe Repräsentanten der südlicheren Arten Ålands sowie von Arten mit Ansprüchen an kalkhaltigen Boden, die auf Åland ein so hervorstechendes Element bilden, ohne dass irgendetwas in ihrem Auftreten darauf deutet, dass sie hier nicht vollständig zuhause wären. Vielmehr scheint die ostwärts abnehmende Frequenz mit der ständig zunehmenden Entfernung von einem westlichen Ausbreitungszentrum in Zusammenhang gebracht werden zu müssen. Die westlichen Kirchspiele haben zweifelsohne die grössten Aussichten, die von Westen kommenden Arten aufzunehmen. *Dagegen scheinen die Möglichkeiten, weiter ostwärts durch den Schärenarchipel und über Fasta Åland zu wandern, mit der gesteigerten Entfernung unerwartet schnell abzunehmen, obwohl sich günstige Siedelplätze bieten.*

Die Entfernung äussert sich also hier als stark wirksamer pflanzengeographischer Faktor.

Ihre Stärke tritt unter anderem darin scharf hervor, dass man in ihren Wirkungen (einer ostwärts abnehmenden Artenzahl) eine Basis für eine pflanzengeographische Einteilung Ålands findet (vgl. 1921, Kap. IV, u. a. S. 70—71).

Die ostwärts abnehmende Frequenz erhält einen sehr anschaulichen Ausdruck in der Artenzahl der Kirchspiele, die sich für diese sukzessiv nach Osten zu vermindert. Ich bin denn auch in meiner vorerwähnten Studie gerade von diesen Zahlen ausgegangen. Diese Zahlen spiegeln jedoch natürlicherweise in keiner Weise die wirkliche Abnahme der Frequenz wieder, da ja eine Art für ein Kirchspiel ohne Rücksicht darauf aufgenommen worden ist, ob sie an einer oder an einer Unmenge von Lokalitäten auftritt (vgl. 1921, S. 89). Ein wirkliches Bild von der abnehmenden Frequenz gewinnt man erst bei der Durchmusterung von Verbreitungskarten der einzelnen Arten. Eine solche Betrachtung lehrt, dass in der Mehrzahl der Fälle die ganze Frequenz, die Zahl der Fundorte mit anderen Worten, man könnte sagen die Gesamtzahl der Individuen, sukzessiv nach Osten hin abnimmt. (Ich verweise auf die Darstellung 1921, S. 89—94; hier wird die Verbreitung zahlreicher Arten auf Åland durchgemustert.) Der Sachverhalt, dass sich die Frequenz wirklich nach Osten vermindert, wird also durchaus nicht erschüttert, wenn durch fortgesetzte Untersuchungen infolge einzelner neuer Fundorte eine oder die andere Art zu der Artensumme eines Kirchspiels hinzukommen und somit die Differenzen in den Zahlen für die einzelnen Kirchspiele sich reduzieren sollten (siehe Fussnote S. 29).

Meine Untersuchung »Die Entfernung als pflanzengeographischer Faktor« baute auf Studien in dem åländischen Schärenarchipel, doch mit Ausnahme der zwei östlichsten Kirchspiele Kumlinge und Brändö. Für diese

konnte ich mich nur auf eine Studie von BERGROTH aus dem Jahre 1894 stützen. Im Sommer 1923 war es mir indes möglich, die Untersuchungen auch auf die genannten Kirchspiele auszudehnen. Sie bestätigen vollauf und mit Nachdruck die Richtigkeit der Schlüsse über die Entfernung als pflanzengeographischen Faktor, zu denen ich gekommen war. Die Artenzahl, die sukzessiv ostwärts auf Åland abgenommen hat, zeigt eine weitere Verminderung für das jenseits des Delet gelegene Kumlinge sowie noch mehr für das nordöstlich davon, jenseits des Lappvesi gelegene Brändö (vgl. S. 29). Und diese Verminderung macht sich geltend, trotzdem beide Kirchspiele in reichlicher Menge und in üppiger Gestalt Laubwiesenvegetation aufweisen. Ganz besonders gilt dies von Brändö, das das laubwiesenreichste von allen åländischen Kirchspielen ist. Beide Kirchspiele nehmen ferner ein sehr ausgedehntes Areal ein. Die Vorbedingungen einer artenreichen Flora erscheinen mithin für sie in mehreren Hinsichten sehr gross, jedenfalls ebenso gross wie für die westlichen Kirchspiele. Nur die geographische Lage ist unvorteilhaft. Die Entfernung als pflanzengeographischer Faktor hat der Flora von Kumlinge und Brändö ungeahnt stark ihren Stempel aufgedrückt.

Für die unten genannten Arten der Laubwiesenvegetation ist eine ostwärts abnehmende Frequenz zu verzeichnen:

<i>Taxus baccata</i>	<i>Pyrus Malus</i>	<i>Rubus caesius</i>
<i>Alnus incana</i>	<i>Sorbus fennica</i>	<i>Rosa tomentosa</i>
<i>Quercus robur</i>	<i>S. suecica</i>	<i>Prunus spinosa</i>
<i>Ulmus scabra</i>	<i>Mespilus monogyna</i>	<i>Acer platanoides</i>
<i>Cotoneaster integerrima</i>	<i>M. curvisepala</i>	<i>Lonicera Xylosteum</i>
<i>Phleum Boehmeri</i>	<i>Brachypodium silvaticum</i>	<i>Carex glauca</i>
<i>Avena pratensis</i>	<i>Carex dioica</i>	<i>C. flava</i>
<i>Sesleria coerulea</i>	<i>C. pulicaris</i>	<i>C. Hornschuchiana</i>
<i>Molinia coerulea</i>	<i>C. ornithopus</i>	<i>C. capillaris</i>
<i>Poa compressa</i>	<i>C. digitata</i>	<i>C. hirta</i>
<i>Brachypodium pinnatum</i>	<i>C. caryophyllea</i>	
<i>Selaginella ciliata</i>	<i>Orchis incarnata</i>	<i>Anemone ranunculoides</i>
<i>Gagea lutea</i>	<i>Cephalanthera longifolia</i>	<i>Ranunculus Ficaria</i>
<i>G. minima</i>	<i>Epipactis palustris</i>	<i>Dentaria bulbifera</i>
<i>Fritillaria Meleagris</i>	<i>E. latifolia</i>	<i>Draba muralis</i>
<i>Polygonum multiflorum</i>	<i>Neottia nidus avis</i>	<i>Dr. incana</i>
<i>Cypripedium calceolus</i>	<i>Corallorrhiza Neottia</i>	<i>Sedum sexangulare</i>
<i>Ophrys muscifera</i>	<i>Polygonum viviparum</i>	<i>S. rupestre</i>
<i>Orchis mascula</i>	<i>Stellaria Holostea</i>	<i>Saxifraga iridactylites</i>
<i>Herminium monorchis</i>	<i>Cerastium glutinosum</i>	<i>S. granulata</i>
<i>Coeloglossum viride</i>	<i>Actaea spicata</i>	<i>Fragria viridis</i>
<i>Gymnadenia conopsea</i>	<i>Anemone nemorosa</i>	<i>Potentilla minor</i>

<i>Potentilla reptans</i>	<i>Polygala amarella</i>	<i>Linaria vulgaris</i>
<i>Alchemilla pubescens</i>	<i>Mercurialis perennis</i>	<i>Veronica spicata</i>
<i>A. plicata</i>	<i>Helianthemum Chamaecistus</i>	<i>Melampyrum nemorosum</i>
<i>A. pastoralis</i>	<i>Viola mirabilis</i>	<i>Lathraea Squamaria</i>
<i>Agrimonia odorata</i>	<i>V. rupestris</i>	<i>Pinguicula vulgaris</i>
<i>Medicago lupulina</i>	<i>V. stagnina</i>	<i>Asperula odorata</i>
<i>Trifolium montanum</i>	<i>Epilobium montanum</i>	<i>Galium Aparine</i>
<i>Anthyllus Vulneraria</i>	<i>Sanicula europaea</i>	<i>Adoxa Moschatellina</i>
<i>Lotus corniculatus</i>	<i>Athamanta Libanotis</i>	<i>Knautia arvensis</i>
<i>Vicia lathyroides</i>	<i>Laserpitium latifolium</i>	<i>Campanula Trachelium</i>
<i>V. silvatica</i>	<i>Androsace septentrionalis</i>	<i>C. latifolia</i>
<i>V. sepium</i>	<i>Gentiana *suecica</i>	<i>Solidago virgaurea</i>
<i>Lathyrus palustris</i>	<i>G. uliginosa</i>	<i>Carlina vulgaris</i>
<i>L. vernus</i>	<i>G. *lingulata</i>	<i>Cirsium heterophyllum</i>
<i>Geranium molle</i>	<i>Glechoma hederacea</i>	<i>Centaurea Scabiosa</i>
<i>G. dissectum</i>	<i>Stachys silvatica</i>	<i>Hypochaeris maculata</i>
<i>G. columbinum</i>	<i>Calamintha Acinos</i>	<i>Crepis praemorsa</i>
<i>G. lucidum</i>		<i>Cr. paludosa.</i>
<i>Oxalis Acetosella</i>		

Es ist von Interesse, auf Verbreitungskarten nachzusehen, in welchem Grade die einzelnen Arten nach Osten zu an Frequenz abnehmen. Ich kann jedoch hier nicht auf Details eingehen, sondern darf für einzelne Arten auf die Darstellung S. 74—94 in meiner Studie »Die Entfernung als pflanzengeographischer Faktor« hinweisen. Die östlichen Grenzlinien sind hier für eine ganze Anzahl der Arten ersichtlich; für verschiedene wird auch die ungefähre Frequenz in verschiedenen Teilen der Landschaft angegeben.

Wie für die Laubwiesenvegetation ist auch für die Nadelwaldvegetation eine Abnahme der Frequenz nach Osten hin bei mehreren Arten zu notieren. Der Grund ist offenbar derselbe (vgl. Verf., Zur Kenntnis des Florencharakters des Nadelwaldes, 1922). Es seien folgende Arten genannt (diejenigen Arten des Nadelwalds, die auch der Laubwiesenvegetation angehören und in dieser Hinsicht schon besprochen worden sind, bleiben hier unberücksichtigt): *Daphne Mezereum*, *Blechnum Spicant*, *Equisetum hiemale* und *Chimaphila umbellata*.

Auch unter den Arten der Ufervegetation ist eine Abnahme der Frequenz nach Osten hin zu bemerken. Dies ist der Fall mit: *Scirpus rufus*, *Carex arenaria*, *C. extensa*, *C. distans*, *Salsola Kali*, *Cochlearia danica*, *Erysimum hieracifolium*, *Trifolium fragiferum*, *Selinum carvifolia*, *Samolus Valerandi*, *Mentha litoralis*, *Valerianella olitoria*.

Aus der obigen Darstellung ist hervorgegangen, dass verschiedene Arten auf Åland eine kürzere oder längere Strecke vor der Ostgrenze der Landschaft aufhören, ohne dass dies seinen Grund in Ausbreitungsschranken dieser oder jener Art hat. Es ist einem Detailstudium der Flora gelungen, die Natur dieser Linien als durch die *Entfernung* bestimmt festzustellen und damit die meist sehr schwierige Frage nach dem Grund des Aufhörens einer Art zu lösen. Wir können hier einen wertvollen Exponenten für die Bedeutung einer extremen Detailforschung bezüglich des Vorkommens der Arten verzeichnen; ohne ein solches Studium hätten diese Grenzen nicht ihre Erklärung gefunden.¹⁾

Eine Grenze von der in Rede stehenden Natur wollen wir vorschlagsweise *Entfernungsgrenze* nennen.

Man darf selbstverständlich die Möglichkeit nicht ausser acht lassen, dass sich eine oder mehrere dieser östlichen Grenzlinien in der Zukunft einmal weiter nach Osten verschoben zeigen werden. Vielmehr scheint dies in Anbetracht des recht geringen geologischen Alters des åländischen Schärenarchipels und des sukzessiven Gewinns von neuem Land (durch die säkulare Landhebung) durchaus wahrscheinlich, wenn man damit auch nicht wie mit etwas Sicherem rechnen kann. Diese »*Entfernungsgrenzen*» würden diesfalls auch den Charakter von temporären *Altersgrenzen* besitzen. Mit Altersgrenze bezeichne ich dabei eine Grenze, welche dadurch bedingt ist, dass für die Art noch nicht die nötige Zeit zur Verfügung gestanden hat, um über die vorhandene Grenzlinie vorzudringen. Dies ist ja andererseits oft gerade eine Folge davon, dass die Entfernung zu gross gewesen ist, als dass sie in der vorhandenen Zeit hätte überschritten werden können. Mit anderen Worten: die Begriffe »*Entfernungsgrenze*» und »*Altersgrenze*» werden sich in manchen Fällen decken.

¹⁾ Es scheint mir nicht unangebracht, zur weiteren Stütze für das Gesagte hier auf eine Äusserung von DRUDE hinzuweisen, welche, wenn sie auch aus dem Jahre 1890 (S. 104) stammt, doch noch ihre Gültigkeit haben dürfte.

»Es ist kaum möglich, hier im einzelnen zu verfolgen, welcher einzelne Zug oder welche mit einander in Verbindung tretenden Züge von Wirkungen der Beleuchtung, der Wärme, der Boden- und Luftfeuchtigkeit unter steter Berücksichtigung der physischen Eigenschaften des Substrates und der besonderen Standortverhältnisse Vegetationslinien veranlassen können; bei der Möglichkeit unglaublich zahlreicher Abänderungen in den Ursachen müssen wir bekennen, dass es meistens recht schwierig ist, den wahren Grund einer thatsächlich beobachteten reinen Vegetationslinie zu ermitteln. Es ist dies zwar eine hohe Aufgabe der wissenschaftlichen Floristik, aber wenig Arbeiten zu ihrer Lösung sind auch noch in den am besten untersuchten mitteleuropäischen Floren unternommen, wenige Untersuchungen von Pflanzengeographen angestellt.»

Arten an ihren Grenzlinien.

Es wurde erwähnt (S. 98), dass die Arten, die an Frequenz nach dem östlichen Åland hin abnehmen oder dort ganz aufhören, an ihren östlichen Siedelplätzen in einer Weise auftreten, die in keiner Hinsicht darauf deutet, dass sie daselbst nicht völlig zuhause wären. Zur Ergänzung des Gesagten sei betont, dass diese Standorte auch in keiner Hinsicht von besonders auffälliger oder günstiger Natur sind. Die Pflanzen erscheinen hier unter anscheinend ganz ähnlichen Verhältnissen wie im westlichen Åland. Dieses Verhalten spricht für meine Auffassung, dass die abnehmende Frequenz nicht auf weniger günstigen Lebensbedingungen beruht. Wo eine Art aufgrund ungünstiger Klimaverhältnisse aufhört, pflegt sie ja nach ihrer Grenzlinie hin in bezug auf den Standort sehr wählerisch zu sein. Bei GRAEBNER finden wir dieses Verhalten prägnant formuliert mit den Worten (Lehrbuch der allgemeinen Pflanzengeographie nach entwicklungsgeschichtlichen und physiologisch-ökologischen Gesichtspunkten, 1910, S. 67):

»Bei den weitverbreiteten bzw. in einem Teile häufigen Pflanzen der Ebene kann man hier wie natürlich auch überall anderswo auf der Erde unter gleichen Verhältnissen die Beobachtung machen, dass sich meist sehr deutlich ein Gebiet der *kompakten Verbreitung*, in dem die Pflanze anscheinend ihre günstigsten klimatischen Bedingungen findet, von einem mehr oder weniger breiten umgebenden Streifen unterscheiden lässt, in dem die Pflanze zwar vorkommt oder nur an sehr zerstreuten Standorten zu finden ist. Im Gebiete der kompakten Verbreitung sieht man die betr. Art an recht verschiedenartigen Lokalitäten, an Standorten verschiedenen Feuchtigkeits-, Belichtungsgrades usw. auftreten, während sie je mehr man sich von der Grenze der kompakten Verbreitung der *absoluten Verbreitungsgrenze* nähert, immer mehr an ganz bestimmte Standorte mit ihr ganz besonders zusagenden Vegetationsbedingungen gebunden erscheint.»

Was hier angeführt worden ist, dürfte uns ermöglichen, in der Art des Auftretens einer Art an ihrer Grenze einen Leitfaden für die Entscheidung der Frage nach der Natur der Grenze zu finden:

1. Wo eine Art in ihrem Vordringen von ungünstigen klimatischen Verhältnissen gehemmt wird, wird sie in ihrem Auftreten immer spärlicher und in der Wahl der Lokalität immer anspruchsvoller; nur die günstigsten Standorte können der Art Fortdauer gewährleisten. — Von ungefähr derselben Natur ist offenbar eine Grenze, die durch verschlechterte klimatische Verhältnisse zurückgedrückt wird. Die immer dünner gesäten Siedelplätze sind im ersteren Fall Vorposten, im letzteren Reliktlokali-

täten.¹⁾ Im letzteren Fall hat man an der einzelnen Lokalität vielleicht auch andere Relikte derselben Formation zu erwarten. Im ersteren Fall erscheint ein isoliertes Auftreten natürlich.

2. *Wo eine Grenze durch die wachsende Entfernung von einem Ausbreitungszentrum bedingt ist, werden die Fundplätze ebenfalls immer spärlicher, aber sie sind — nach den Verhältnissen auf Åland zu urteilen — nicht von bemerkenswerter Natur.* Derart ist die Grenze, wo die Art in fortgesetztem Vorrücken begriffen ist. Derart ist sie offenbar auch, wo das Vordringen zeitweilig aufgehört hat. Allerdings ist die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass sich die Zahl der Fundorte an der gegenwärtigen Grenze in der Zukunft vermehrt; in diesem Fall wird die Grenze jedoch offenbar gleichzeitig durch wiederum zerstreute Vorposten vorwärts verschoben, so dass ihr Charakter also unverändert bleibt. Wenn die Vegetation innerhalb eines Gebietes ein gewisses Gleichgewicht erreicht hat und sich kein neuer Boden darbietet, ist dies jedoch offenbar meistens nicht der Fall. Ein undichtes Auftreten nach der Grenzlinie hin ist augenscheinlich die natürliche Form des Vorkommens für eine vordringende Art und bleibt es, wenn die vorrückende Front erstarrt ist.

3. Nur wo eine Art eine Grenze in einem wirklich schroffen geographischen Hindernis (Bergketten, Wüsten, Meere, — — —) gefunden hat, dürfte zu erwarten sein, dass sie an der Grenze mit derselben Stärke wie in dem sonstigen Verbreitungsgebiet auftritt. DRUDE sagt (1890, S. 102): »Die geographischen Schranken begründen sich auf die Unbewohnbarkeit bestimmter Teile der Erde für ganze Vegetationsklassen; die Lebensbedingungsschranken begründen sich auf die Modifikationen im Zusammenwirken von Klima, Boden und Konkurrenz der Organismen, welche einen allmählichen Wechsel der Arten herbeiführen; erstere bewirken daher gewöhnlich scharfe Grenzlinien, letztere lassen die Lücken im Wohngebiet einer Art grösser und grösser werden bis zum völligen Verschwinden.»

Ich werde weiter unten bei der Besprechung der seltenen Arten noch einmal vor die Frage nach den Arten an ihren Grenzen gestellt sein und verweise auf die Darstellung daselbst (S. 123).

¹⁾ DIELS schreibt (1919, S. 15): »Zahlreiche Pflanzen zeigen gegen die Grenzen des absoluten Areales eine unverkennbare Auflockerung ihres Bestandes. In noch fortgeschritteneren Fällen ist die eigentliche Arealgrenze sogar gesäumt von weit entlegenen Vorposten oder Exklaven. Solche beruhen entweder auf sprunghafter Vorschübung des Areales, oder sie bezeichnen als letzte Überbleibsel, *Relikte*, den Rückzug der Hauptmacht der Art. — — — —»

In einer 1922 erschienenen Schrift (*La chorologie sélective et sa signification pour la sociologie végétale*) macht JACCARD (S. 99—101) geltend, dass die Abnahme der Artenzahl ostwärts auf Åland, die in meiner oben berührten Studie von 1921 »Die Entfernung als pflanzengeographischer Faktor« hervorgehoben und auch in der vorliegenden Schrift beachtet worden ist, durchaus nicht, wie ich auseinandergesetzt habe, mit dem von einem angenommenen Ausbreitungszentrum in Schweden nach Osten zu anwachsenden Abstand in Zusammenhang gebracht werden könne, vielmehr sei dieselbe »déterminée directement par l'amointrissement qui se manifeste de l'Ouest à l'Est dans la diversité des conditions écologiques, cette diversité moindre étant la conséquence du morcellement plus considérable de la surface utile offerte à la végétation, ce qui réduit son étendue et accentue son isolement«.

— Jaccard setzt hinzu:

»Si la position respective des îles d'Åland, par rapport à la côte suédoise, était l'inverse de ce qu'elle est, la partie occidentale, plus massive, étant à l'Est, et la portion plus morcelée à l'Ouest, au voisinage de la côte suédoise, *toutes les autres conditions restant semblables, je suis persuadé que la diminution de la richesse florale s'observerait de l'Est à l'Ouest*, et non de l'Ouest à l'Est.«

Der Einwand wird von Jaccard mit überraschender Sicherheit gemacht, aber seine Argumentierung scheint mir nicht genügend begründet zu sein. Es seien folgende Umstände hervorgehoben.

Jaccard hat erstens nicht beachtet, dass meine Studie von 1921, wie in derselben ausdrücklich bemerkt wird, sich nicht auf sämtliche Arten Ålands, sondern nur auf die der sog. Laubwiesengebiete, also nur auf etwa die Hälfte (324) der ungefähr 650 ursprünglichen Arten Ålands stützt. Infolgedessen wird u. a. folgende Bemerkung (1922, S. 99) hinfällig:

»Un coup d'oeil jeté sur la carte jointe au mémoire de P., montre que les portions sud-ouest de l'archipel sont beaucoup plus »massives«, moins déchiquetées, et qu'elles possèdent, au point de vue de la végétation, *une surface utile plus considérable* que les portions orientales; par rapport à ces dernières, elles sont plus »continentales«, si j'ose dire, moins »isolées«, et les conditions qu'elles offrent à la végétation sont plus variées.«

Ein Blick auf die Karte verrät nichts über die Lage und Grösse der Laubwiesengebiete, denn sie sind daselbst nicht angegeben. Wären sie aber eingetragen, so fände man, dass sie in den östlichen Kirchspielen im allgemeinen ein ebenso grosses, teilweise ein grösseres Areal als in den westlichen einnehmen; sie sind hier ferner wesentlich in gleich grosser Zahl vorhanden und sind nicht in höherem Grade voneinander isoliert (s. beispielsweise S. 29, 97 der vorliegenden Studie). Das westliche Åland weist zwar grössere Landmassen als die

östlichen Schärenkirchspiele auf, aber im Bereich dieser Landmassen liegen die Laubwiesengebiete zerstreut, durch Nadelwald voneinander geschieden, wie sie in den Schärenkirchspielen durch Wasser getrennt sind. Ganz besonders ist zu beachten, dass das artenreiche »Lemland« (es handelt sich (1921, S. 41) nur um dessen westlichen Schärenarchipel und westliche Küste) im westlichen Åland der Laubwiesenvegetation ein absolut betrachtet geringeres Areal bietet als die östlichen Kirchspiele und dass es in keiner Beziehung »kontinentaler« als beispielsweise Kumlinge und Brändö ist. Die Vorbedingungen (»conditions«), die es der Laubwiesenvegetation bietet, sind durchaus nicht »plus variées«.

Jaccard glaubt eine Stütze für seine Vermutung über die grössere Mannigfaltigkeit der Lebensbedingungen, welche das westliche Åland schenken würde, in folgendem Verhalten finden zu können (S. 100):

»Cette inégalité dans la diversité des conditions écologiques se traduit par les coefficients génériques qui, de Lemland à Brandö, soit de l'Ouest à l'Est, *vont en augmentant*, passant de 56,2 % à 66,6 % ce qui, conformément à ma Loi de l'étendue et à celle de l'isolement, correspond à une diminution de la diversité des conditions écologiques, autrement dit à une plus grande uniformité. — Le coefficient générique pour la flore totale de l'archipel d'Åland étant 55 % (178 genres pour 324 espèces), on constate, en allant de l'Ouest à l'Est, que celui de Jomala est de 55,5 %, Lemland 56,2 %, Saltvik 57,6 %, Eckerö 58,2 %, Vardö 60,2 %, Sotunga 60,7 %, Kökar 63,6 %, Brändö 66,6 %.»

Im Anschluss an die vorstehende Äusserung sei beiläufig zuerst erwähnt, dass Jaccard Eckerö aus Versehen als Nr. 4 untergebracht hat, während es in Wirklichkeit am weitesten im Westen auf Åland liegt; dies ruft eine gewisse Störung in der Serie Jaccards hervor. Berechnet man die entsprechenden Prozentsätze für sämtliche Kirchspiele, so wird sie in noch höherem Grade gestört. Indessen scheinen mir diese Zahlen Jaccards nicht zu besagen, was er über den relativen Grad der Übereinstimmung oder Verschiedenheit der Lebensbedingungen in den åländischen Kirchspielen annimmt; diese Zahlen (le coefficient générique) scheinen mir dagegen am ehesten in direktem Verhältnis zu den absoluten Artenzahlen zu stehen. — Ich berechne den fraglichen Koeffizienten für einige Inseln in Lemland und erhalte für Nätö (256 Arten) 59,4 % und für Slätholm, Idholm und Granholm mit ihren 203, bzw. 202 und 202 Arten die Koeffizienten 63,1 %, 63,4 % und 63,8 % sowie für Rödgrund (153 Arten) 69,2 %.

Also, für die eine Insel Nätö in Lemland mit 256 Arten erhält man den Koeffizienten 59,4 %, während dieser Koeffizient für das Kirchspiel Föglö (262 Arten) 58,0 %, für Sund (261 Arten) 60,5 %, für Sottunga (234 Arten) 60,7 % und für Brändö (200 Arten) 66,0 % ist. Für die unbedeutenden Inseln

Slätholm, Idholm und Granholm (203, 202 und 202 Arten) schwankt der Koeffizient zwischen 63,1 % und 63,8 %. Er ist also niedriger als der Koeffizient für das ganze Kirchspiel Brändö (66,0 %).

Man will doch wohl nicht glauben, dass die ökologischen Bedingungen auf diesen unbedeutenden Inseln stärker variierten als in dem letztgenannten Kirchspiel als Ganzes oder dass diese Bedingungen auf der Insel Nätö grössere Abwechslung aufwiesen als beispielsweise in dem ganzen Kirchspiel Sund.

Der Grund zu der Verschiedenheit des generischen Koeffizienten scheint, wie sich unten zeigen wird, ein anderer zu sein.

Jaccard schreibt (S. 101):

»— comme nous l'avons relevé (*Lois de distribution*, loc. cit., p. 92 à 100), la flore des îles est, à *étendue égale*, non seulement plus pauvre que celle d'une partie comparable du continent avoisinant, quant au nombre de ses espèces, mais le Coefficient générique y est plus élevé, ce qui provient de ce que la diversité spécifique de chaque genre est plus faible. Sur 178 ¹⁾ genres de la flore d'Åland, 119 genres n'y sont représentés que par une espèce. — Cette prédominance des genres monotypes, qui est un caractère général des flores insulaires, résulte certainement des conditions particulières dans lesquelles s'exerce la concurrence entre les espèces. Il semble que la végétation des îles, plus ou moins soustraite, par suite de son isolement, à l'apport continu d'éléments étrangers réalise un état d'équilibre plus stable que la flore des territoires continentaux en lutte plus directe avec l'immigration ininterrompue de transfuges venant des régions immédiatement voisines. *Cette plus grande stabilité s'accompagne d'une moindre diversité spécifique*: la plupart des genres ne sont représentés, dans la lutte pour la conquête du terrain, que par une seule ou un petit nombre d'espèces.»

Könnte der Grund dazu, dass der generische Koeffizient auf isolierten Inseln höher als auf dem Kontinent ist, nicht ganz einfach in folgendem Umstand liegen? Das begrenzte Areal erlaubt nur einer beschränkten Anzahl von Arten Fuss zu fassen; je grösser der Abstand bis zu den nächsten Ausgangspunkten der Verbreitung ist, um so kleiner sind für eine grössere Anzahl Arten die Aussichten, dorthin zu gelangen, bevor die zuerst angekommenen das ganze verfügbare Terrain in Besitz genommen haben. Mit der grösseren Isolierung sinkt also die Artenzahl. Die Flora der Inseln rekrutiert sich aus Gebieten von grösserem Areal, als sie selbst haben, und von einer grösseren Anzahl Arten, meist wahrscheinlich aus mehreren verschiedenen Richtungen, während Kontinenten angehörende Gebiete natürlicherweise die meisten Aussichten haben, den überwiegenden Teil ihrer Flora aus am nächsten gele-

¹⁾ Lies: 177.

genen Gegenden zu erhalten.¹⁾ Die Arten wandern selbstverständlich nicht sozusagen in Gattungen ein. Je kleiner die Zahl ist, die auf einer Insel Fuss fasst, desto grösser sind (unter der Voraussetzung im grossen ganzen ähnlicher Verhältnisse) die Aussichten, dass sich die Arten auf eine relativ grosse Anzahl von Gattungen verteilen. Je zahlreicher hinwieder die eingewanderten Arten sind, desto günstiger werden die Aussichten, dass die Gattungen durch zwei oder mehrere Arten repräsentiert werden. — Das Gesagte besitzt offenbar eine gewisse Allgemeingültigkeit, und zwar einigermaßen unabhängig von der für jeden einzelnen Fall vorliegenden Ursache (beispielsweise begrenztes Areal oder hochgradige Isolierung) zu der mehr oder weniger beschränkten Artenzahl.

In dem Obigen — nicht in weniger variierenden Lebensbedingungen — liegt ganz gewiss der Grund dazu, dass der generische Koeffizient in den äländischen Kirchspielen und im Bereich der äländischen Inseln in dem Grade ansteigt, wie sich die Artenzahl vermindert.

Noch eine Äusserung von JACCARD sei hier berührt (S.100):

»L'examen des listes floristiques montre d'ailleurs que tous les éléments de la florule d'Åland appartiennent à la flore triviale de l'Europe centrale, répandue aussi bien en Finlande qu'en Suède, et qu'il ne s'y trouve aucun endémisme particulier. Dans ces conditions, la proximité plus ou moins grande d'un centre de propagation ne saurait avoir la même importance que dans la question de l'irradiation des espèces méditerranéennes vers des stations plus septentrionales, où règnent des conditions topographiques et des différences climatiques notables.»

Die obige Äusserung Jaccards ist für Finnland nicht stichhaltig. Unter den Arten Ålands, nicht am wenigsten in dessen Laubwiesenvegetation, gibt es eine bedeutende Anzahl solcher, die auf dem finnischen Festland vollständig fehlen oder dort nur äusserst spärlich in den südwestlichen Teilen vorkommen.

¹⁾ Zur Beleuchtung des Obigen sei folgendes hinzugefügt:

Denke ich mir ein zu einem Kontinent gehörendes Gebiet entblösst, so hat dasselbe offenbar die grössten Voraussetzungen dazu, seine Flora von den ihm am nächsten gelegenen Gegenden aufzunehmen. Steigt dagegen eine Insel in beträchtlicher Entfernung von der nächsten Küste aus dem Meere auf, so wird sie ungefähr ebenso grosse Aussichten haben, Arten von einem weit ausgedehnteren Gebiet aufzunehmen, da für den Abstand bis zu der Insel eine gewisse Strecke mehr oder weniger keine nennenswerte Rolle spielt.

3. Ungleichmässiges Vorkommen infolge verschieden günstiger Exposition für die Bewachsung.

Für eine Anzahl Arten zeigt sich eine Ungleichmässigkeit der Verbreitung, deren nächste Ursache in einer verschiedenen günstigen Exposition für die Bewachsung gesucht werden zu müssen scheint (vgl. S. 63).

Ein Vergleich zwischen der Flora in L  mland und im Nordwestlichen Sch  renarchipel ¹⁾ ist in dieser Hinsicht lehrreich. Die Laubwiesenvegetation im Sch  renarchipel von L  mland z  hlt 41 Arten (unten aufgef  hrt), die gar nicht oder nur viel sp  rlicher im Nordwestlichen Sch  renarchipel vorkommen. Der letztere z  hlt nur 13 Arten, die L  mland fremd sind oder dort mit schw  cherer Frequenz vorkommen.

Vor allem oder ausschliesslich in L  mland, sp  rlich oder gar nicht im Nordwestlichen Sch  renarchipel:

<i>Taxus baccata</i>	<i>Melandrium silvestre</i>	<i>Hypericum hirsutum</i>
<i>Prunus spinosa</i>	<i>Anemone ranunculoides</i>	<i>Mercurialis perennis</i>
<i>Avena pratensis</i>	<i>Ranunculus cassubicus</i>	<i>Epilobium montanum</i>
<i>Arrhenatherum elatius</i>	<i>R. Ficaria</i>	<i>Viola stagnina</i>
<i>Brachypodium pinnatum</i>	<i>Draba muralis</i>	<i>V. mirabilis</i>
<i>Triticum caninum</i>	<i>Sedum sexangulare</i>	<i>Melampyrum nemorosum</i>
<i>Carex pulicaris</i>	<i>S. annuum</i>	<i>Lathraea Squamaria</i>
<i>C. ornithopus</i>	<i>Fragaria viridis</i>	<i>Galium Aparine</i>
<i>C. Hornschuchiana</i>	<i>Potentilla minor</i>	<i>Adoxa Moschatellina</i>
<i>C. hirta</i>	<i>Alchemilla subcrenata</i>	<i>Campanula latifolia</i>
<i>Polygonatum multiflorum</i>	<i>Agrimonia odorata</i>	<i>Arctium nemorosum</i>
<i>Orchis mascula</i>	<i>Lotus corniculatus</i>	<i>Cirsium palustre</i>
<i>Moehringia trinervia</i>	<i>Vicia lathyroides</i>	<i>Crepis praemorsa</i>
	<i>Geranium molle</i>	<i>Cr. paludosa</i>

Ausschliesslich im Nordwestlichen Sch  renarchipel oder dort reichlicher als in L  mland:

<i>Alnus incana</i>	<i>Phleum Boehmeri</i>	<i>Lathyrus vernus</i>
<i>Quercus Robur</i>		<i>Polygala amarella</i>
<i>Cotoneaster integerrima</i>	<i>Selaginella ciliata</i>	<i>Asperula odorata</i>
<i>Sorbus suecica</i>	<i>Gymnadenia conopsea</i>	<i>Solidago virgaurea</i>
<i>Rosa tomentosa</i>	<i>Geranium columbinum</i>	

Die beiden fraglichen Sch  renarchipelkomplexe bieten den Arten der Laubwiesenvegetation in bezug auf die Standortsverh  ltnisse   hnliche und ausserordentlich g  nstige Bedingungen. Die Standortsverh  ltnisse als pflan-

¹⁾ Wegen der Begrenzung des Begriffs »Nordwestlicher Sch  renarchipel« siehe des Verf. Studie von 1915, S. 175—176.

zengeographischer Faktor wirken also offenbar in recht gleicher Weise. Auch von der reinen Entfernung als Faktor dürfte in diesem Fall abgesehen werden können. Den Verschiedenheiten hinsichts des Abstands über das offene Meer dürfte hier kaum entscheidende Bedeutung beizumessen sein. Dagegen ist es offenbar, dass der Schärenarchipel von Lemland für die Aufnahme von Elementen aus der reicheren Flora Süd- und Mittelschwedens offener daliegt als der Nordwestliche Schärenarchipel. Das überwiegend nadelwaldbekleidete Eckerö liegt hier einigermassen sperrend im Wege. Das Gesagte gilt nicht nur von dem Schärenarchipelkomplex als Ganzem. Es gilt auch von den einzelnen Inseln. Die Laubwiesengebiete von Lemland liegen in der Regel offener.

Offenbar ist man berechtigt, hier eine Einwirkung der Exposition für die Bewachsung (vgl. S. 63) als wirksamen pflanzengeographischen Faktor zu sehen.

Wird es für die Laubwiesenvegetation mit ihrer Mannigfaltigkeit von Arten und Ausbreitungsweisen in vielen Fällen schwierig zu entscheiden, ob die Entfernung oder die Exposition für die Bewachsung der ausschlaggebende Faktor gewesen ist, so dürfte sich das Verhalten in bezug auf die Ufervegetation weniger kompliziert gestalten. Für deren Arten wird wohl in der Mehrzahl der Fälle eine gegen ein Verbreitungszentrum offene Küste einen sichtlichen Vorteil darstellen (dies für den Fall, dass herrschende Wind- und Strömungsverhältnisse nicht in entgegengesetzter Richtung wirken). Für den Abstand über das Ålandsmeer dürfte hinwieder — bei sonst gleicher Exposition — kaum ein Unterschied von einigen Kilometern eine erwähnenswerte Veränderung in dem Wert der Entfernung bedingen können. Eine Berücksichtigung des floristischen Charakters der Ufervegetation ist also hier am Platze.

Bemerkenswert gestaltet sich in bezug auf diese auch das Verhältnis für den Südwestlichen (Lemland, Jomala, das südliche Eckerö) und den Nordwestlichen Schärenarchipel. Beide Schärenarchipiele bieten betreffs der Standortverhältnisse günstige Bedingungen, der Südwestliche jedoch vielleicht in etwas höherem Grade. Der erstere liegt mehr gegen Südwesten offen als der letztere.

Der Nordwestliche Schärenarchipel zählt nur drei dem Südwestlichen fremde, bzw. in diesem spärlicher vorkommende Arten: *Samolus Valerandi*, *Mentha litoralis* und *Eupatorium cannabinum*; der Südwestliche dagegen 18 dem Nordwestlichen Schärenarchipel fremde, bzw. spärliche Arten (wovon jedoch *Alopecurus ventricosus*, *Carex glareosa* und *Salicornia herbacea* nicht südwestlichen Ursprungs zu sein scheinen), nämlich:

<i>Alopecurus ventricosus</i>	<i>Salicornia herbacea</i>	<i>Cochlearia danica</i>
<i>Scirpus maritimus</i>	<i>Salsola Kali</i>	<i>Cakile maritima</i>
<i>Sc. rufus</i>	<i>Sagina maritima</i>	<i>Isatis tinctoria</i>
<i>Carex arenaria</i>	<i>Honkenya peploides</i>	<i>Barbarea stricta</i>
<i>C. glareosa</i>	<i>Silene maritima</i>	<i>Scutellaria hastifolia</i>
<i>C. norvegica</i>	<i>Melandrium viscosum</i>	<i>Odontites simplex</i>

Die obigen Zahlenverhältnisse zeugen von der Bedeutung der Exposition.

Sehen wir uns noch das Vorkommen der Uferpflanzen auf Åland mehr im Grossen an. Wir werden hier eine weitere Stütze für unsere Auffassung gewinnen.

Die unten aufgezählten Arten zeigen ein extremes oder hauptsächlich Vorkommen in den westlichen und südwestlichen Teilen der Landschaft:

<i>Carex arenaria</i>	<i>Salsola Kali</i>	<i>Selinum carvifolia</i>
<i>C. extensa</i>	<i>Sagina maritima</i>	<i>Samolus Valerandi</i>
<i>C. distans</i>	<i>Erysimum hieracifolium</i>	<i>Valerianella olitoria</i>

Ein extremes oder auffallend östliches (südöstliches) Vorkommen weisen andererseits nur *Suaeda maritima* und *Crambe maritima* auf. Von diesen ist *Crambe maritima* ohne Zweifel von Osten aus Korpo in der Regio aboënsis (vielleicht z. T. auch aus Estland) eingewandert, wo die Art eine viel ausgedehntere Verbreitung hat als auf Åland; *Suaeda maritima* hinwieder ist offenbar baltischen Ursprungs. — Es ist zu erwähnen, dass die Standortverhältnisse in den östlichen Kirchspielen Föglö, Sottunga und Kökar sich für die Uferflora sehr günstig stellen.

Der für die Ufervegetation fraglos am wenigsten günstig exponierte Teil von Åland ist der Nordöstliche Schärenarchipel (die Archipele von Saltvik und Sund) sowie Vårdö. Die Uferflora ist denn auch hier überraschend artenarm. Wägt man die Gründe hierfür ab, so ist jedoch zu beachten, dass die Standortverhältnisse durchschnittlich weniger günstig sind. Zweifelsohne hat dieser Umstand wesentlich eingewirkt. Aber wenn man ihn auch voll in Betracht zieht, scheint er doch — nach den Verhältnissen auf Åland überhaupt zu urteilen — nicht allein eine Erklärung für die relative Armut der Uferflora liefern zu können. Ganz sicher hat auch die weniger vorteilhafte Exposition ihren Anteil. — Auffallend ist unter anderem, wie die folgenden Arten im Nordöstlichen Schärenarchipel spärlich auftreten, bzw. fehlen: *Alopecurus ventricosus*, *Scirpus maritimus*, *Sc. rufus*, *Carex glareosa*, *C. norvegica*, *Salicornia herbacea*, *Erysimum hieracifolium*, *Odontites simplex*.

Die Exposition für die Bewachsung, in einigen Fällen vielleicht ebenso gut die Entfernung, erscheint als der ausschlaggebende Faktor auch bei den Verbreitungsverhältnissen, die unten behandelt werden.

4. Gruppenweises Vorkommen; die Exposition für die Bewachsung und die Entfernung als Faktoren.

Für manche Arten ergibt sich eine auffallende Lokalisation in Gruppen von nahe beieinander liegenden Lokalitäten. Die Verbreitung kann so beispielsweise in einer Gruppe einander benachbarter Inseln in Lemland, in Föglö, im Nordwestlichen Schärenarchipel, — — — vielleicht in Gruppen von Lokalitäten in weniger oder mehr Teilen der Landschaft lokalisiert sein. Folgende Fälle in der Laubwiesenvegetation mögen als Beispiele dienen:

Taxus baccata. Vorkommen im grossen ganzen auf einer Anzahl Inseln des Schärenarchipels von Lemland und des Nordwestlichen Schärenarchipels sowie an einigen Lokalitäten in Hammarland, Eckerö und Föglö.

Quercus robur. Wichtigstes Vorkommen auf den Vargskären (Ulfversö, Öfverö, Bänö, Jyddö) in Föglö sowie im Nordwestlichen Schärenarchipel.

Sorbus suecica. Hauptvorkommen im Nordwestlichen Schärenarchipel sowie im Schärenarchipel von Lemland.

Mespilus monogyna. Vorkommen wie vorherg.

Prunus spinosa. Wichtigstes Vorkommen in Gruppen von Lokalitäten auf den Vargskären in Föglö, im Nordwestlichen Schärenarchipel und in Lemland.

Avena pratensis. Vorkommen wesentlich im Schärenarchipel von Lemland, in Nordwest-Åland und Nord-Kökar lokalisiert.

Carex Hornschuchiana. Vorkommen wesentlich in Eckerö, Süd-Hammarland und Südwest-Jomala lokalisiert.

Allium Scorodoprasum. Wichtigstes Vorkommen im Schärenarchipel von Lemland, im Nordwestlichen Schärenarchipel sowie auf Gruppen von Inseln in Föglö und Kökar.

Polygonatum multiflorum. Wichtigstes Vorkommen im Schärenarchipel von Lemland sowie auf Gruppen von Inseln im Nordwestlichen Schärenarchipel, Sottunga und Kökar.

Orchis mascula. Ausser an je einer einzelnen Lokalität im Nordwestlichen Schärenarchipel, Jomala und Kökar in einer Gruppe nahe beieinander gelegener Inseln in Lemland lokalisiert.

Herminium monorchis. Nur an einer Anzahl Lokalitäten in Eckerö.

Gymnadenia conopsea. Hauptvorkommen im Nordwestlichen Schärenarchipel, im Schärenarchipel von Lemland und in Kökar sowie in Nord-Vårdö.

Cephalanthera longifolia. Nordwestlicher Schärenarchipel und Lemland sowie je eine einzelne Lokalität in Vårdö und Kökar.

Anemone ranunculoides. Nur in einer Gruppe von Lokalitäten im Schärenarchipel von Lemland sowie nördlich davon über Jomala nach der Gegend des Färjsund.

Potentilla minor. Ungefähr wie die vorherg.

Agrimonia odorata. Hauptvorkommen im Schärenarchipel von Lemland.

Trifolium montanum. Hauptvorkommen in Saltvik und angrenzenden Teilen von Sund.

Lathyrus montanus. Hauptvorkommen in Ost-Saltvik und angrenzenden Teilen von Sund.

Lathyrus niger. Ausser an einer einzelnen Lokalität in Jomala und an zwei nahe beieinander liegenden in Föglö in einer Gruppe von Lokalitäten im östlichen Fasta Åland.

Geranium lucidum. Hauptvorkommen in Gruppen von Lokalitäten im Nordwestlichen Schärenarchipel, Lemland, Föglö und Kökar.

Hypericum hirsutum. Gruppen von Lokalitäten im Schärenarchipel von Lemland, in Kökar sowie einzelne Lokalitäten in Föglö und Sottunga.

Campanula glomerata. Hauptvorkommen in Saltvik.

Artemisia campestris. Hauptvorkommen im Nordwestlichen Schärenarchipel, Schärenarchipel von Lemland, Föglö und Kökar.

Für dieses gruppenweise Vorkommen scheint sich ungesucht folgende Erklärung zu ergeben: Eine Art hat durch *Zufall* einen Siedelplatz an einem Standort innerhalb der Gruppe oder der Gruppen von Fundorten gefunden. Von hier ist eine weitere Ausbreitung ausgegangen, wobei ganz natürlich die nächstgelegenen und auch sonst der Besäung am meisten offenstehenden Landstrecken die grössten Aussichten gehabt haben, besät zu werden. Erheblich weiter hat die Ausbreitung wenigstens vorderhand nicht um sich zu greifen vermocht.

Die Bedeutung der Exposition für die Bewachsung und der Entfernung als pflanzengeographische Faktoren tritt hier sichtbar hervor.

In diesem Zusammenhang sei noch eine Art des Vorkommens angemerkt, die, wie es scheint, die Rolle der Exposition und der Entfernung in markanter Weise hervortreten lässt. Ich meine die Vegetation auf den Felsbuckeln (bergknallar), die namentlich in den Küsten und Schärengegenden von Åland einen recht hervorstechenden Zug des Landschaftscharakters bilden. Die Flora dieser Felsbuckel innerhalb der Laubwiesen- und der Nadelwaldvegetation ist, auch wo der Felsuntergrund und der entstandene Verwitterungsboden von derselben oder ähnlicher Beschaffenheit zu sein scheinen, ganz verschieden. In Laubwiesengegenden ist die Flora der Felsbuckel artenreich (vgl. des Verf. Studie von 1915, S. 78—82), in Nadelwaldgegenden dagegen äusserst arm. Wie ich in meiner Studie von 1922 (S. 41) hervorgehoben habe, dürfte die Ursache dieses scharfen Unterschieds öfters weniger in Verschiedenheiten des Standortes als in den Voraussetzungen für die Besäung zu suchen sein. Die Felsbuckel der Laubwiesengebiete sind von einer artenreichen Vegetation umgeben, von deren Elementen ein beträchtlicher Teil auch auf den Buckeln günstige Bedingungen findet. In der Mehrzahl der Nadelwaldgebiete finden sie hinwieder in ihrer nächsten Umgebung nur eine äusserst geringe Menge für eine Besäung geeigneter Arten vor.

5. Unterschiede zwischen der Flora in den Küsten- und Schärengegenden Ålands und in dessen zentraleren Teilen. Küstenflora und Binnenlandsflora.

Die Betrachtung der Verbreitungsverhältnisse innerhalb der Laubwiesenvegetation lässt für eine recht bedeutende Anzahl Arten eine Verschiedenheit des Vorkommens im Schärenarchipel und in den zentraleren Teilen von Fasta Åland erkennen. Zum Schärenarchipel werden hierbei auch die peripheren Küstenpartien von Fasta Åland gerechnet; die Abgrenzung fällt ganz natürlich etwas willkürlich aus. (Durch die unten folgenden Zeilen wird meine Darstellung 1917, S. 531—533 = 1922 B, S. 46—47 ergänzt.)

Die untenstehenden Arten treten allein oder vorzugsweise auf Fasta Åland auf:

<i>Carex pulicaris</i>	<i>Anthyllis Vulneraria</i>	<i>Plantago media</i>
<i>C. caryophyllea</i>	<i>Lotus corniculatus</i>	<i>Adoxa Moschatellina</i>
<i>C. flava</i>	<i>Lathyrus silvestris</i>	<i>Knautia arvensis</i>
<i>C. Hornschuchiana</i>	<i>L. palustris</i>	<i>Campanula glomerata</i>
<i>C. hirta</i>	<i>L. montanus</i>	<i>Solidago virgaurea</i>
	<i>Oxalis Acetosella</i>	<i>Carlina vulgaris</i>
<i>Ophrys muscifera</i>	<i>Athamanta Libanotis</i>	<i>Cirsium heterophyllum</i>
<i>Fragaria viridis</i>	<i>Androsace septentrionalis</i>	<i>Centaurea Scabiosa</i>
<i>Medicago lupulina</i>	<i>Gentiana *suecica</i>	<i>Hypochaeris maculata</i>
<i>Trifolium montanum</i>		

Unter den aufgezählten Arten fallen zunächst die folgenden häufiger vorkommenden ins Auge: *Carex pulicaris*, *C. caryophyllea*, *C. flava*, *Oxalis Acetosella*, *Gentiana *suecica*, *Solidago virgaurea*, *Cirsium heterophyllum*, *Hypochaeris maculata*.

Für die folgenden bezieht sich das Vorkommen allein oder vorzugsweise auf den Schärenarchipel:

<i>Taxus baccata</i>	<i>Viburnum Opulus</i>	<i>Woodsia ilvensis</i>
<i>Alnus incana</i>	<i>Lonicera Xylosteum</i>	<i>Asplenium Trichomanes</i>
<i>Quercus robur</i>		<i>A. septentrionale</i>
<i>Ribes nigrum</i>	<i>Milium effusum</i>	<i>Selaginella ciliata</i>
<i>Cotoneaster integerrima</i>	<i>Calamagrostis epigejos</i>	<i>Allium Scorodoprasum</i>
<i>Pyrus Malus</i>	<i>Arrhenatherum elatius</i>	<i>A. Schoenoprasum</i>
<i>Sorbus suecica</i>	<i>Poa trivialis</i>	<i>A. ursinum</i>
<i>Mespilus monogyna</i>	<i>P. nemoralis</i>	<i>Polygonatum multiflorum</i>
<i>M. curvisepala</i>	<i>P. compressa</i>	<i>Cypripedium calceolus</i>
<i>Rubus caesius</i>	<i>Brachypodium silvaticum</i>	<i>Orchis mascula</i>
<i>R. pruinosis</i>	<i>Triticum caninum</i>	<i>Gymnadenia conopsea</i>
<i>Rosa cinnamomea</i>	<i>Carex ornithopus</i>	<i>Platanthera montana</i>
<i>Prunus spinosa</i>	<i>C. digitata</i>	<i>Cephalanthihera longifolia</i>
<i>Acer platanoides</i>		<i>Neottia nidus avis</i>

<i>Stellaria Holostea</i>	<i>Vicia tetrasperma</i>	<i>Calamintha Acinos</i>
<i>Cerastium glutinosum</i>	<i>V. silvatica</i>	<i>Clinopodium vulgare</i>
<i>Moehringia trinervia</i>	<i>V. sepium</i>	<i>Origanum vulgare</i>
<i>Silene nutans</i>	<i>Geranium columbinum</i>	<i>Linaria vulgaris</i>
<i>Melandrium silvestre</i>	<i>G. lucidum</i>	<i>Scrophularia nodosa</i>
<i>Corydalis intermedia</i>	<i>G. Robertianum</i>	<i>Veronica longifolia</i>
<i>Cardamine hirsuta</i>	<i>Mercurialis perennis</i>	<i>V. spicata</i>
<i>Dentaria bulbifera</i>	<i>Hypericum hirsutum</i>	<i>Melampyrum cristatum</i>
<i>Draba muralis</i>	<i>H. perforatum</i>	<i>Euphrasia tenuis</i>
<i>Dr. incana</i>	<i>Viola tricolor</i>	<i>Galium Aparine</i>
<i>Turritis glabra</i>	<i>Epilobium montanum</i>	<i>Valeriana officinalis</i>
<i>Sedum rupestre</i>	<i>E. collinum</i>	<i>Campanula latifolia</i>
<i>Saxifraga tridactylites</i>	<i>Sanicula europaea</i>	<i>Inula salicina</i>
<i>Potentilla minor</i>	<i>Cynanchum Vincetoxi-</i>	<i>Artemisia campestris</i>
<i>Alchemilla filicaulis</i>	<i>cum</i>	<i>Arctium nemorosum</i>
<i>Agrimonia odorata</i>	<i>Stachys silvatica</i>	<i>Erigeron acris</i>

Wie aus diesem Verzeichnis erhellt, zeigt die Laubwiesenvegetation im Schärenarchipel als Ganzem einen grösseren Artenreichtum als im Innern Ålands. Dieser wird auch bei der Durchmusterung von Artenlisten für einzelne vergleichbare (in derselben Gegend liegende) kleinere Gebiete ersichtlich.¹⁾ Wir werden die oben mitgeteilten Artenlisten etwas genauer betrachten.

¹⁾ Zur Bekräftigung des Gesagten sei beispielsweise folgendes mitgeteilt: In der hoch (ca. 20 m ü. M. und mehr) gelegenen Gegend der Kirche von Jomala ist für die noch vorhandenen Laubwiesenfragmente zunächst um das Dorf Dalkarby, das jenseits des Pfarrhofteiches gelegene Löfdal und die mehr als 1 km nördlicher liegenden Laubwiesen zwischen Kårböle und Möckelby (für die Laubwiesenvegetation) eine Artenzahl von 171 aufgezeichnet worden. Werden ferner die etwa 1 km östlich von Dalkarby gelegenen Laubwiesen in Jättböle mitgerechnet, so steigt die Summe auf 183, wird weiter das Laubwiesengebiet bei dem Anwesen Andersböle (ca. 4 km nördlich von Dalkarby) in Betracht gezogen, so beträgt die Summe 190. Im Schärenarchipel von Lemland, der 8 km südlich von Dalkarby beginnt, zählen, wie S. 29 angeführt, schon unbedeutende Inseln — mit einer grössten Erstreckung von nur 0.5 km oder etwas mehr — 200 Arten in der Laubwiesenvegetation. Es ist also bemerkenswert, dass ein viel grösseres Areal in der Gegend der Kirche von Jomala, welches ausserdem aus mehreren in bedeutendem Abstand voneinander gelegenen Gebieten zusammengesetzt ist, nicht zu derselben Artensumme hinaufreicht wie diese einzelnen Inseln in Lemland.

Dieser geringere Artenreichtum der Flora in zentraleren und höher gelegenen Teilen der Landschaft tritt für das an die Vegetation Ålands gewöhnte Auge schon in dem allgemeinen Charakter der Pflanzendecke, in deren geringerer Buntheit und Farbenpracht hervor. Ich weise den Exkursanten z. B. auf die hoch gelegenen Partien um Långbergsöda und Tengsöda im Kirchspiel Saltvik hin.

Unter den Arten des Verzeichnisses gibt es einige solche, die im Schärenarchipel zahlreichere geeignete Standorte vorfinden und daher ganz natürlich vor allem dort anzutreffen sind. An erster Stelle stehen in dieser Hinsicht mehrere Arten mit hauptsächlichem Vorkommen auf Hügel- und Felsbuckeln (back- o. bergknallar), nackten Klippen und Felsenabsätzen. Hier seien genannt:

<i>Poa compressa</i>	<i>Saxifraga tridactylites</i>	<i>Epilobium montanum</i>
<i>Woodsia ilvensis</i>	<i>Vicia tetrasperma</i>	<i>Cynanchum Vincetoxi-</i>
<i>Asplenium Trichomanes</i>	<i>Geranium columbinum</i>	<i>cum</i>
<i>A. septentrionale</i>	<i>G. lucidum</i>	<i>Veronica longifolia</i>
<i>Allium Schoenoprasum</i>	<i>G. Robertianum</i>	<i>V. spicata</i>
<i>Cardamine hirsuta</i>	<i>Hypericum perforatum</i>	<i>Artemisia campestris</i>
<i>Sedum rupestre</i>	<i>Viola tricolor</i>	

Aber auch für manche extreme Hainpflanzen, wie *Milium effusum* und *Sanicula europaea*, gibt es in der Regel im Schärenarchipel reichlicher geeignete Lokalitäten als in den zentraleren Teilen von Fasta Åland, wo die Bodenkultur weiter fortgeschritten ist.

Weshalb die übrigen Arten des obigen Verzeichnisses (die durch die Standortverhältnisse nicht direkt begünstigten) vor allem im Schärenarchipel zu finden sind, darüber dürfte man sich für die einzelnen Fälle schwer mit Bestimmtheit aussprechen können. Wahrscheinlich haben mehrere Umstände zusammengewirkt:

Zum Teil kann die Ursache gewiss darin gesucht werden, dass der Schärenarchipel durch die Landhebung und das relativ ausgedehnte Küstenareal grössere Möglichkeiten zum Sesshaftwerden und zu sukzessiver Einwanderung geboten hat als Fasta Åland, wo die Landhebung eine viel geringere Rolle spielt und wo ein Einwanderer sich daher in der Mehrzahl der Fälle einen Wohnplatz auf schon bewachsenem Boden erkämpfen muss (vgl. S. 85).

Auch insofern hat die Landhebung wahrscheinlich einen vorteilhaften Einfluss ausgeübt, als sie der Küstengegend sukzessiv neues Land zugeführt hat, das noch nicht ausgelaugt worden ist und sich darum für eine reiche Flora eignet. Dies ist ja auf Fasta Åland in viel geringerem Masse der Fall (vgl. S. 73).

Ganz sicher hat man auch — unter sonst gleichen Verhältnissen (auch in bezug auf die geographische Lage) — für den Schärenarchipel und die Küstengegenden mit einer günstigeren Exposition für die Bewachung zu rechnen als bei den zentraleren Teilen.

In einem gewissen, aber doch kaum ausgedehnteren Masse hat zweifelsohne auch eingewirkt, dass die Bodenkultur auf Fasta Åland älteren Datums

und grösseren Umfangs ist als im Schärenarchipel; sie hat also offenbar in höherem Grade als im Schärenarchipel Arten der ursprünglichen Vegetation ausgemerzt.

Schliesslich ist noch ein Umstand zu beachten, der sichtlich nicht ohne Einfluss gewesen ist: Die heute in den zentraleren Teilen von Åland herrschende Vegetation ist ganz gewiss älteren Datums als die in den peripheren Teilen, die sich später aus dem Meere erhoben haben, und ist vielleicht nicht in höherem Grad durch neue Arten bereichert worden, seitdem sie zuerst das Land in Besitz genommen hat (vgl. S. 71). Als dies geschah und wesentliche Teile der jetzigen Küstenpartien und der umgebenden Schärenkomplexe unter Wasser lagen, war die für die Besäung disponible Landfläche bedeutend kleiner als heutzutage und ausserdem, was vielleicht vor allem von Bedeutung gewesen ist, im N und S weniger ausgezogen; sie bot daher ganz natürlich geringere Voraussetzungen zu einer Ansammlung von Samen und anderen Ausbreitungsmitteln. Hand in Hand hiermit hat sichtlich auch der Umstand gewirkt, dass zu der Zeit, wo sich nur die zentralen Teile von Fasta Åland über das Meer erhoben hatten, auch bedeutende Teile der nächstgelegenen Schärenarchipele und Küstengegenden von Schweden unter Wasser lagen. Der Abstand zu den nächsten Ausbreitungsherden war also grösser als gegenwärtig.¹⁾

Wie es sich aber auch mit der Erklärung verhalten mag, so bleibt die Tatsache bestehen, dass *die Flora in den Küstengegenden und im Schärenarchipel artenreicher ist als auf ähnlichen Böden im Innern Ålands. Dies ist ein bemerkenswertes Verhalten, das eine nähere Untersuchung verdient. Es scheint auch anderswo ein Gegenstück zu haben und fliesst mithin wenigstens teilweise aus Ursachen von umfassender Gültigkeit her. Offenbar sind die Gründe wenigstens zum Teil dieselben wie die, auf welchen die für die Schärenlandschaft Åland als Ganzes so auffallend hohe Artenzahl beruht.*

Wie soll man aber das Vorkommen der Arten erklären, die in Åland allein oder vorzugsweise auf der Hauptinsel auftreten? Die unbedeutenden Klimaunterschiede können kaum einen entscheidenden Einfluss ausgeübt haben. Hierfür spricht auch der Umstand, dass manche dieser Arten auch in dem dicht bei Fasta Åland liegenden Schärenarchipel von Lemland auftreten, wo das Klima ja doch ein Meeresklima ist. Auch dürfte nicht in erwähnenswertem

¹⁾ Vielleicht könnte man auch einigermaßen damit rechnen, dass die Artenzahl infolge der Konkurrenz unter den Arten im Laufe der Zeit abgenommen hat. Eine solche Entwicklung wird ja mehrfach in der Literatur vorausgesetzt (beispielsweise von SCHARFETTER: Über die Artenarmut der ostalpinen Ausläufer der Zentralalpen, 1909, S. 3).

Grade auf geeignetere Standortsverhältnisse hingewiesen werden können. Eine Ausnahme wäre jedoch vielleicht denkbar für *Carex flava*, *C. Hornschuchiana*, *Ophrys muscifera* und *Lathyrus palustris* wie auch für die folgenden, die vielleicht in einigem Masse durch die auf Fasta Åland ältere Kultur begünstigt worden sind: *Carex hirta*, *Medicago lupulina*, *Trifolium montanum*, *Campanula glomerata*, *Carlina vulgaris*, *Centaurea Scabiosa* und *Hypochaeris maculata*. Im Hinblick auf das Gesagte liegt vielleicht die Erklärung am nächsten, dass die in Rede stehenden Arten während einer früheren Zeitperiode eingewandert sind, wo sich der Schärenarchipel und die heutigen Küstenpartien noch nicht über das Wasser erhoben hatten. Diese Hypothese setzt voraus, dass für die fraglichen Arten in späterer Zeit keine erwähnenswerte Wanderung nach neuen Lokalitäten stattgefunden hat. Wo eine solche erfolgt ist, da ist zunächst der dicht bei Fasta Åland liegende Schärenarchipel von Lemland derselben teilhaftig geworden. Auf die Frage der Einwanderung der Arten nach Åland werde ich in anderem Zusammenhang zurückkommen.

Zu einer vergleichenden Untersuchung des Charakters der Vegetation und Flora in einem Küsten- und in einem Binnenlandsgebiet gewährt Åland mit seinem stark zerschnittenen, unbedeutenden Landareal begreiflicherweise keine günstigen Voraussetzungen. Die Frage müsste für ein anderes Gebiet, z. B. für Nyland, das Eigentliche Finnland oder Österbotten, in Angriff genommen werden. Sie besitzt ganz gewiss ein bedeutendes pflanzengeographisches Interesse.

6. Seltene Arten.

Die obige Durchmusterung der Verbreitung der Arten auf Åland sei mit einer Erwähnung der bedeutenden Anzahl seltener Elemente abgeschlossen. Wegen dieser verweise ich im übrigen auf meine Studie über die Laubwiesen, 1917 (=1922 B), Kap. X. *Die grosse Anzahl seltener Elemente stellt einen der Züge dar, welche den Charakter der åländischen Flora schaffen.*

Von Botanikern in Finnland ist oft darauf hingewiesen worden, dass Åland nie floristisch genügend erforscht zu werden scheine, trotzdem die Landschaft fleissiger von Botanikern besucht worden ist als irgendein anderer Teil des Reiches. Immer wieder kommt ein bemerkenswerter Fund hinzu. Dieses beim ersten Blick so seltsame Verhalten erscheint durchaus erklärlich, wenn man den bedeutenden Kontingent von Arten mit einem Vorkommen an nur einer oder der anderen Stelle beachtet.

In meinen Laubwiesenstudien habe ich unter den 324 Arten der Laub-

wiesen 42 als selten bezeichnet (1915, S. 47—48), wovon nach erneuten Untersuchungen 35 übrigbleiben.¹⁾ Zieht man die åländische ursprüngliche Flora in ihrem ganzen Umfang in Betracht, so kommen zu diesen 35 Arten weitere 87 hinzu. Die Totalsumme der seltenen Arten beträgt also 122 unter 650, mit anderen Worten 18,8 %. Wie leicht hätten sich nicht einige dieser seltenen Arten der Entdeckung entziehen können? Und andererseits — wie wahrscheinlich ist es, dass es noch eine oder die andere Art gibt, deren einzelne Siedelplätze bis auf weiteres der Aufmerksamkeit entgangen sind. — Die seltenen Arten sind unten aufgezählt:

Seltene Arten

<i>Salix depressa?</i>	<i>Carex vulpina?</i>	<i>Struthiopteris germanica?</i>
<i>Alnus incana</i>	<i>C. nemorosa?</i>	<i>Asplenium Ruta muraria</i>
<i>Rubus pruinosis</i>	<i>C. chordorrhiza</i>	<i>Blechnum Spicant</i>
<i>Rosa tomentosa</i>	<i>C. arenaria</i>	<i>Cryptogramma crispa</i>
<i>Tilia cordata</i>	<i>C. brunnescens</i>	<i>Botrychium boreale</i>
	<i>C. loliacea?</i>	<i>B. ramosum</i>
<i>Phleum Boehmeri</i>	<i>C. remota</i>	<i>B. lanceolatum</i>
<i>Alopecurus aristulatus?</i>	<i>C. aquatilis</i>	<i>B. simplex</i>
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	<i>C. ornithopus</i>	<i>B. matricariae</i>
	<i>C. montana</i>	<i>Equisetum hiemale?</i>
<i>Aira praecox</i>	<i>C. livida</i>	<i>E. variegatum</i>
<i>Poa palustris?</i>	<i>C. vaginata</i>	<i>E. scirpoides</i>
<i>Brachypodium silvaticum</i>	<i>C. lepidocarpa</i>	<i>Lycopodium complanatum</i>
<i>Eriophorum gracile</i>	<i>C. riparia</i>	
<i>Scirpus caespitosus v. austriacus</i>	<i>Juncus balticus</i>	

¹⁾ Für keine von diesen überstieg die Zahl der Fundorte 10 (erneute Studien haben diese Zahl jedoch für einige der Arten (*Brachypodium pinnatum*, *Epipactis palustris*, *Cerastium glutinosum*, *Lathyrus montanus*, *Hypericum hirsutum*, *Athamanta Libanotis*, *Lathraea Squamaria*) über die angeführte erhöht), für mehrere wird nur einer oder der andere Siedelplatz angegeben, und doch handelt es sich hier um ein ausserordentlich genau untersuchtes Land. Für mehrere Dutzend Arten können mehr als 200 angemerzte Lokalitäten aufgezählt werden. Die Beschränkung des Begriffs »seltene« Arten auf solche, die an höchstens 10 Lokalitäten auftreten, ist natürlicherweise sehr willkürlich. In bezug auf die Frequenz gibt es stete Übergänge von seltenen zu häufigen. Diese Zahl kann auch nicht ohne weiteres bei einem Vergleich mit einem anderen Gebiet zum Ausgangspunkt genommen werden. 10 Fundorte auf Åland bezeichnen ja, objektiv betrachtet, ein häufigeres Vorkommen als dieselbe Anzahl Fundorte beispielsweise auf dem viel grösseren Gotland. Die Vergleichszahlen müssen also mit Rücksicht auf die Grösse der Gebiete gewählt werden.

<i>Lycopodium inundatum</i>	<i>Salsola Kali</i>	<i>Viola uliginosa</i>
<i>Isoetes lacustris</i>	<i>Stellaria nemorum</i>	<i>V. rupestris?</i>
<i>Sparganium glomeratum</i>	<i>St. Holostea</i>	<i>V. stagnina</i>
<i>Potamogeton Zizii</i>	<i>St. longifolia</i>	<i>Myriophyllum verticillatum?</i>
<i>P. polygonifolius</i>	<i>Honkenya peploides</i>	<i>Torilis Anthriscus</i>
<i>P. crispus</i>	<i>Nuphar pumilum</i>	<i>Oenanthe aquatica</i>
<i>P. mucronatus?</i>	<i>Aquilegia vulgaris</i>	<i>Chimaphila umbellata</i>
<i>P. panormitanus?</i>	<i>Ranunculus circinnatus</i>	<i>Pyrola media</i>
<i>P. obtusifolius?</i>	<i>Thalictrum simplex</i>	<i>Androsace septentrionalis</i>
<i>Ruppia spiralis?</i>	<i>Corydalis intermedia</i>	<i>Samolus Valerandi</i>
<i>R. rostellata?</i>	<i>Lepidium latifolium</i>	<i>Calystegia sepium</i>
<i>Hydrocharis morsus ranae</i>	<i>Alliaria officinalis</i>	<i>Ajuga pyramidalis</i>
<i>Spirodela polyrrhiza</i>	<i>Cakile maritima</i>	<i>Stachys palustris?</i>
<i>Lemna gibba</i>	<i>Crambe maritima?</i>	<i>Thymus Serpyllum</i>
<i>Allium ursinum</i>	<i>Cardamine silvatica</i>	<i>Mentha litoralis</i>
<i>Fritillaria Meleagris</i>	<i>Sedum rupestre</i>	<i>Litorella uniflora</i>
<i>Cypripedium calceolus</i>	<i>Potentilla minor?</i>	<i>Asperula odorata</i>
<i>Ophrys muscifera</i>	<i>Alchemilla obtusa</i>	<i>Galium trifidum?</i>
<i>Orchis mascula</i>	<i>Agrimonia odorata?</i>	<i>Succisa pratensis</i>
<i>O. Traunsteineri</i>	<i>Vicia lathyroides</i>	<i>Campanula latifolia</i>
<i>Herminium monorchis</i>	<i>Lathyrus silvestris</i>	<i>Jasione montana</i>
<i>Cephalanthera longifolia</i>	<i>L. niger</i>	<i>Lobelia dortmanna</i>
<i>Epipactis latifolia</i>	<i>Geranium pratense</i>	<i>Eupatorium cannabinum?</i>
<i>Microstylis monophylla</i>	<i>G. dissectum</i>	<i>Bidens cernua</i>
<i>Humulus Lupulus</i>	<i>G. columbinum</i>	<i>Artemisia vulgaris</i>
<i>Rumex hydrolapathum</i>	<i>Mercurialis perennis</i>	<i>Crepis praemorsa</i>
<i>Suaeda maritima</i>	<i>Callitriche polymorpha</i>	
	<i>C. autumnalis</i>	

Ausser den vorstehend angeführten Arten gibt es noch einige, für welche die Zahl der aufgezeichneten Fundorten nicht 10 übersteigt, die aber doch ganz sicher an weiteren Lokalitäten aufgespürt werden dürften und daher nicht unter die seltenen aufgenommen sind. Ich meine: *Calamagrostis lanceolata*, *Scirpus parvulus*, *Luzula pallescens*, *Sparganium affine*, *Sp. simplex*, *Potamogeton alpinus*, *Zanichellia repens*, *Z. pedunculata*, *Sagina maritima*, *Ceratophyllum demersum*, *Nymphaea alba*, *Ranunculus lingua*, *Bulliarda aquatica*, *Vaccinium microcarpum*, *Limosella aquatica*, *Utricularia minor*, *Euphrasia gracilis*. — Auch unter den in das Verzeichnis aufgenommenen gibt es einige, die bei erneuten Exkursionen voraussichtlich aus der Zahl der seltenen ausscheiden werden: *Salix depressa?*, *Alopecurus aristulatus*, *Carex vulpina*, *C. nemorosa*, *C. loliacea*, *Struthiopteris germanica*, *Equisetum hiemale*, *Potamogeton mucronatus*, *P. panormitanus*, *P. obtusifolius*, *Ruppia spiralis*, *R. rostellata*, *Crambe maritima*, *Potentilla minor*, *Agrimonia odorata*, *Viola rupestris*, *Myriophyllum verticillatum*, *Stachys palustris*, *Galium trifidum*, *Eupatorium cannabinum*.

Worin findet diese bedeutende Anzahl seltener Arten ihre Erklärung?

Die Beantwortung dieser Frage setzt eine Kenntnis der Ursachen voraus, durch welche das spärliche Vorkommen der fraglichen Arten bedingt ist.

Wenigstens die Mehrzahl dieser seltenen Elemente scheint an den Plätzen, wo sie heute auftreten, gut zu gedeihen. Für zwei von ihnen (*Cephalanthera longifolia* und *Campanula latifolia*) habe ich eine Ausbreitung während zweier Jahrzehnte konstatieren können. Es ist also kein Anlass vorhanden, in ihnen Relikte aus einer vergangenen, klimatisch günstigeren Zeit zu sehen, ein Gedanke, der für mehrere schon auch dadurch widerlegt wird, dass sie auf einem Terrain auftreten, das sich während einer nicht sehr fernen Zeit aus dem Meer erhoben hat (vgl. die ausführlichere Darlegung 1917, S. 608—609 = 1922 B, S. 112—114), für andere dadurch, dass sie in nahegelegenen Teilen von Fennoscandia nicht selten sind. Die Ursache des spärlichen Vorkommens muss also in anderen Umständen gesucht werden.

Für manche Arten ist sie wohl in einer vergleichsweise schwachen Ausbreitungskapazität zu finden. Für andere dürfte sie in einem spärlichen Vorkommen in den Gegenden zu suchen sein, woher sich die åländische Flora zunächst rekrutiert haben mag. Eine bedeutende Anzahl anderer Arten hat also unter beiden Voraussetzungen alle Aussichten gehabt, früher einen verfügbaren Platz in Besitz zu nehmen.

Ein bedeutender Teil der seltenen Arten Ålands ist nicht darum selten, weil sie sich nicht für die herrschenden klimatischen und Standortverhältnisse eignen, sondern darum, weil sie in der Konkurrenz um den Raum, genauer ausgedrückt in den Voraussetzungen, schnell einen Siedelplatz zu gewinnen, unterliegen. Dieser Kampf gestaltet sich auf Åland für nordische Verhältnisse zweifelsohne ungemein schwer. Teils ist das Areal, auf dem der Kampf ausgekämpft wird, unbedeutend, teils bringen es ungewöhnlich günstige Klima- und Standortverhältnisse im Verein mit einer für die Besäung geeigneten Lage (sowohl in bezug auf die Exposition für die Bewachsung als auf den Abstand von einem artenreichen Verbreitungsherd) mit sich, dass die Zahl der Konkurrenten sehr gross wird.

Es muss im Hinblick auf das Gesagte wohl am ehesten ein glücklicher Zufall sein, der einer Art der hier in Betracht kommenden Kategorie erlaubt, trotz der schweren Konkurrenz Fuss zu fassen. Solchen Zufällen bietet Åland ganz sicher einen bedeutenden Spielraum. Der ständige und beträchtliche Gewinn neuen Terrains in dieser Schärenlandschaft gewährt hierbei manchen Arten günstige Voraussetzungen. Das eine Mal begünstigt der Zufall die eine Art, das andere Mal eine andere. Auch die Lage Ålands erweitert den Spielraum des Zufalls. Die Entfernung von den Gegenden, von denen die Rekru-

tierung der südländischen Arten stattgefunden hat, ist zwar recht beträchtlich, aber doch viel geringer als beispielsweise die entsprechende Entfernung bis zu dem übrigen Finnland. Ebenso ist die Exposition für die Bewachung recht günstig. Ein Zufall kann eine Art selbstverständlich leichter hierherbringen als beispielsweise nach dem kontinentalen Finnland. *Åland gewährt dem Zufall in verschiedenen Hinsichten einen guten Spielraum, um auch Arten mit geringeren Aussichten zur Ausbreitung förderlich zu sein.*

Hierin liegt wohl ein wesentlicher Grund zu der grossen Zahl seltener Elemente und mithin auch zu der hohen Artenzahl überhaupt.

Das Problem der seltenen Arten wird in »Eug. Warmings Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie« (Fünfte Lieferung, 1918) behandelt. Im 120. Kapitel (Allgemeine Sätze über Besiedlung von Neuland. Waffen der Arten in ihren Kämpfen. Seltene Arten) fesseln die folgenden Ausführungen (S. 940):

»Seltene Arten. Der Kampf der Pflanzen untereinander erhält einen floristischen Ausdruck auch in den seltenen Arten, die bei vielen botanischen Sammlern bekanntlich die Hauptrolle spielen.

Eine Art kann in einem Gebiete aus verschiedenen Gründen selten sein:

1. weil passende Standorte fehlen, z. B. Felsenboden im Flachlande,
2. weil sie ein Ansiedler ist und auf ihrer Wanderung eben erst in das betreffende Gebiet gekommen ist, aber vielleicht Jahr für Jahr häufiger werden wird (*Helodea Canadensis* in Europa, *Senecio vernalis* usw.),
3. weil sie eine »Reliktenpflanze« d. h. ein Rest einer früheren, nun verdrängten Vegetation ist,
4. weil sie eine neu entstandene Art ist (eine endemische Pflanze).»

Die Ursachen dazu, dass Arten in einem Gebiet selten sind, lassen sich nicht alle in dem vorstehend abgedruckten Schema unterbringen.

So ist die grosse Zahl seltener Elemente auf Åland keine Folge eines Mangels an günstigen Standorten; geeignete Standortverhältnisse stehen vielmehr in ungewöhnlicher Menge zur Verfügung. Die seltenen Arten sind ferner weder Relikte noch endemisch. — Eine oder die andere der Arten ist allerdings ganz sicher in sehr später Zeit in Åland eingewandert und hat vielleicht Aussicht, sich weiter auszubreiten, wie es auch wahrscheinlich scheint, dass sich die Flora Ålands noch um eine oder die andere der südlicheren Arten bereichern wird, die gegenwärtig in Uppland anzutreffen sind, aber Åland nicht erreicht haben (siehe 1917, S. 611 = 1922 B, S. 114—115). In Anbetracht des Zeitraums (einige tausend Jahre), während dessen Åland seine Flora empfangen hat und die Verhältnisse für die südlichen Elemente günstige gewesen sind (vgl. 1915, S. 22), kann dessen Kontingent an seltenen Arten jedoch nicht unter der Kategorie »Ansiedler« untergebracht werden.

Die seltenen Arten Ålands fallen mithin im grossen ganzen nicht innerhalb des Warmingschen Schemas. *Diese Arten sind selten nicht wegen ungeeigneter Verhältnisse (klimatischer oder edaphischer), Relikten- oder endemischer Natur oder wegen später Einwanderung, sondern darum, weil sie in der Konkurrenz um den Raum den übrigen Arten unterliegen.* Ihre Ausbreitungskapazität ist unter den bestehenden Verhältnissen zu schwach (vgl. oben). Sie scheinen dagegen alle Voraussetzungen dazu zu haben, ihre einmal gewonnenen Siedelplätze zu behaupten.

Was hier von Åland gesagt worden ist, hat offenbar seine Gültigkeit auch für anderer Gebiete, in um so höherem Grade, je artenreicher die Flora im Verhältnis zum Areal des Gebietes ist.

Einige Zitate aus A. DE CANDOLLE, Kap. VI (*Répartition des individus dans l'habitation de l'espèce*) scheinen zu beleuchten, was oben über die seltenen Arten auf Åland ausgeführt worden ist. S. 462 heisst es:

»Plus il y a dans un pays d'espèces différentes qui peuvent se disputer la place sur chaque station, moins il y aura d'espèces agglomérées. Ainsi, on doit trouver généralement moins d'espèces sociales dans les pays équatoriaux, où la végétation est riche en espèces, que dans nos régions boréales. M. de Humboldt l'a vérifié directement (*Prolegomena*, IV, p. 21) pour l'Amérique du sud. Les plaines de cette partie du monde lui ont offert peu d'espèces sociales; mais il en a remarqué plusieurs dans les parties élevées de la chaîne des Andes, conséquence naturelle de circonstances moins favorables. Gardner (a) ne pouvait citer dans l'intérieur du Brésil qu'un seul arbre dicotylédone qui fût social, comme nos sapins, nos chênes, etc., c'est le *Moghania glabrata*, Saint-Hil. On en trouverait davantage à la Nouvelle-Hollande, et surtout dans les petites îles de l'Océan Pacifique, parce que les espèces y sont moins nombreuses pour chaque station. Le Cap semble avoir moins d'espèces sociales que nos régions tempérées de l'Europe (b). On s'en étonnera peut-être à cause de la sécheresse de plusieurs districts de cette vaste région; mais le nombre considérable des espèces étant un des traits caractéristiques de ce singulier pays, chacune doit avoir peu place dans chaque localité.»

Unter der Überschrift »De la vulgarité ou diffusion, et de la rareté, dans un pays étendu et dans l'habitation de l'espèce en général« lesen wir u. a. (S. 463):

»Pour chaque espèce en particulier, la proximité de sa limite d'habitation est une cause qui la rend plus rare. Il est évident que, si une plante ne peut pas dépasser une certaine ligne, par exemple, à cause de la température, elle ne trouvera en deçà de la ligne et dans son voisinage qu'un petit nombre de localités assez chaudes ou assez fraîches pour elle. De même, si la limite est déterminée par la fréquence ou la distribution des pluies, il y aura plusieurs endroits trop humides. L'observation montre que les espèces sont toujours rares près de leur limite, et que, graduellement, les localités deviennent plus nombreuses.»

Wie in dem letzten der Zitate betont wird, treten die Arten an ihren Grenzlinien in der Regel spärlich auf. Wo diese Linien durch ungünstige Lebensverhältnisse bedingt sind, wie in der obigen Äusserung vorausgesetzt wird, scheint das Gesagte auch durchaus erklärlich. Daraus folgt jedoch nicht, dass jedes spärliche Auftreten an einer Grenzlinie ungünstige Verhältnisse widerspiegle. Das ist beispielsweise nicht der Fall mit den Arten auf Åland, die ich in diesem Kapitel behandelt habe. Ein spärliches Auftreten an einer Grenzlinie kann sich ganz natürlich auch daraus erklären, dass die vorhandenen Fundorte die äussersten Vorposten darstellen, bis wohin die Art von ihrem eigentlichen Verbreitungsgebiet zu gelangen vermocht hat (vgl. S. 103).

V.

Der Zufall als pflanzengeographischer Faktor.

Pflanzengeographische Faktoren.

Ich habe in dieser Studie auf einige Umstände aufmerksam machen wollen, die einen offensichtlichen Einfluss auf die Gestaltung der åländischen Flora ausgeübt haben und die auch ein allgemeineres pflanzengeographisches Interesse zu besitzen scheinen.

Die Behandlung ist nur präliminär gewesen. Die besprochenen Faktoren sind zum Teil von einer Natur, dass sie sich schwer durch handgreifliche Tatsachen beleuchten lassen. Ich denke beispielsweise an die Exposition für die Bewachsung, an den Schärenlandschaftscharakter Ålands. Sie sind dazu teilweise von der Art, dass sie einen gleichartigen Einfluss auf die Vegetation ausüben dürften. Es ist infolgedessen auch in vielen Fällen schwer, sie in ihren Wirkungen auseinanderzuhalten. Dies ist auch für die Disposition der vorhergehenden Darlegung ausschlaggebend gewesen.

So wirken die Landhebung und die Schärenarchipelnatur des Gebietes in vielen Hinsichten Hand in Hand; sie unterstützen sich gegenseitig. Die Landhebung wäre als Faktor viel weniger effektiv, ihre Einwirkung viel schwerer nachweisbar, wenn die Länge der Strandlinie geringer wäre. Die Schärenarchipelnatur Ålands gewinnt andererseits einen grösseren Einfluss, weil die Landhebung hinzukommt.

Ebenso findet man in der Entfernung und der Exposition für die Bewachsung zwei Faktoren, die sich in vielen Fällen nur schwer getrennt halten lassen. Ein geringerer Abstand bedeutet schon an sich Voraussetzungen zu einer günstigeren Exposition für die Bewachsung als ein grösserer. Es ist schwierig, zum Vergleich zwei Gebiete zu finden, die sich bei im übrigen gleichen Voraussetzungen offensichtlich in einer der beiden Hinsichten unterscheiden. Man muss sich ganz sicher oft mit einem Hinweis auf beide zusammen begnügen.

Ich habe hervorgehoben, wie es durchaus nicht gleichgültig ist, ob die

der Vegetation zu Gebote stehenden Standortsareale in einem Gebiet zusammenhängender oder in zahlreichere, aber kleinere Flecken zersplittert sind. Das tatsächliche Verhalten in dieser Beziehung stellt mit anderen Worten ein bedeutsames pflanzengeographisches Moment dar; wir haben damit wie mit einem Faktor — in Wirklichkeit einem Komplex von Faktoren — zu rechnen. Dass dieser Umstand einwirkt, ist theoretisch sehr natürlich, aber schwer nachzuweisen. Es ist auch in diesem Fall nicht leicht, zwei sonst gleichgestellte Gebiete zu finden, die in den berührten Hinsichten deutliche Differenzen aufweisen.

Was oben hervorgehoben worden ist, gibt uns Veranlassung, den Begriff pflanzengeographischer Faktor etwas näher zu betrachten.

Es ist meist eine schwierige Aufgabe, die Wirkung eines pflanzengeographischen Faktors durch Beispiele oder exakte Tatsachen zu beleuchten. Nur bis zu einem gewissen Grad und nur für gewisse Faktoren kann dies experimentell geschehen. Sehr oft ist man darauf angewiesen, lediglich in der Natur mit ihrer Fülle von Erscheinungen die nötigen Tatsachen aufzuspüren und zu isolieren. In dem einen wie dem anderen Fall gilt es ganz natürlich, wenn man die Wirkung eines gewissen Faktors ermitteln will, die Nebeneinflüsse anderer Faktoren nach Möglichkeit zu eliminieren. Dies ist eine schwierige Aufgabe. Man darf nicht ausser acht lassen, dass kein Zug in den Erscheinungsverhältnissen das Resultat nur *einer*, ja einiger weniger wirksamer Kräfte ist, wenn auch einer der in Betracht kommenden Faktoren als der im vorliegenden Fall ausschlaggebende erscheinen kann. Es kann also kein Faktor ganz freistehend studiert werden. Daher fällt es auch sehr schwer zu entscheiden, in welchem Mass die Einwirkung anderer Faktoren ruhig eliminiert werden kann, ohne dass dies etwa zu irrigen Resultaten über die wirkliche pflanzengeographische Bedeutung desjenigen Faktors führt, den man untersuchen will.

Wir können also davon ausgehen, dass jedes Verbreitungsverhältnis das Resultat eines *Zusammenspiels* oder *Komplexes von wirksamen Kräften* ist. Diese Kräfte liegen teils in der eigenen Natur der Pflanze (die endogenen Faktoren), teils in der Aussenwelt (die exogenen; vgl. ENGLER 1912, S. 222). Sie sind also von sehr verschiedenartigem Charakter. Was im allgemeinen unter dem Namen pflanzengeographische Faktoren gegangen ist, ist ja übrigens auch recht heterogener Art. Manche von ihnen sind offenbar komplexer Natur, andere sind wahrscheinlich mehr oder weniger einfache Kräfte. Eine volle Konformität der Begriffe kann kaum bestimmt gefordert werden, solange die Spezialforschung nicht die wirkenden Umstände im nötigen Grad festgestellt und analysiert hat; kollektive Begriffe müssen wie u. a. in der

Systematik neben einfachen Platz finden. *In den wirksamen Faktorenkomplexen übt jeder Faktor für sich seinen Einfluss aus, aber nur in einem bestimmten Zusammenwirken unter ihnen allen findet man die nötige Voraussetzung zu einem gewissen bestehenden Verhalten.*

Es stellte sich der Pflanzengeographie schon bei ihrem ersten Beginn als eine natürliche und grundlegende Aufgabe, den Einfluss der verschiedenen pflanzengeographischen Faktoren je für sich aufzuklären. Aber die Pflanzengeographie kann sich nicht hiermit begnügen. Der Umstand, dass die Faktoren immer komplexartig wirken, erfordert ausserdem unabweislich ein möglichst vielseitiges Studium der verschiedenen Arten ihres Zusammenwirkens, mit anderen Worten der Faktoren, wie sie in gesammelter Stärke in der Natur wirken. Diese Aufgabe ist ganz natürlich noch schwieriger als die vorhergehende und fällt ihrer ganzen Aufstellung nach sehr relativ aus.

Die verschiedenen pflanzengeographischen Faktoren können begreiflicherweise in der Natur auf sehr verschiedene Weise, in *verschiedener Kombination* und vor allem in sehr *verschiedener relativer Stärke* zusammenwirken. Insbesondere ist dies natürlich der Fall bei dem Zusammenwirken zwischen den endogenen und den exogenen Faktoren. Viele Faktoren greifen ganz natürlich intim und regelmässig ineinander ein, manche können kaum umhin, es zu tun, andere berühren sich nur unter gewissen Verhältnissen. Wo wir vor einem bestimmten Erscheinungsverhältnis stehen, können wir oft einzelne Faktoren aufzeigen, die deutlich *absolute Voraussetzungen* des bestehenden Verhältnisses gebildet haben. Es wird wahrscheinlich nie möglich werden, sie alle mit Sicherheit zu nennen. Wo ein bestimmter Modus des Vorkommens unter, wie es uns scheint, ständig gleichartigen Verhältnissen wiederkehrt, da scheinen wir berechtigt, die Erscheinung als *gesetzmässig* zu betrachten. Wo wir notieren, dass eine Art an einem gewissen Platz nicht vorkommt, ist es ebenso in vielen Fällen möglich nachzuweisen, dass dieses Fehlen darin einen natürlichen Grund hat, dass diese oder jene unabweisliche Bedingung nicht vorhanden war; das Fehlen der Art ist also leicht erklärbar. Wir hätten mit anderen Worten schon im voraus bei der Kenntnis der Natur der Art und der herrschenden Bedingungen das notierte Verhalten voraussehen können. In anderen Fällen scheinen hinwieder alle einzelnen Bedingungen für das Vorkommen einer gewissen Art vorhanden gewesen zu sein; wir können nicht finden, dass die Voraussetzungen geringere gewesen wären als an einer gleichartigen Lokalität, wo sie vorkommt. Das Fehlen dünkt uns hier rätselhaft und, gegen den Hintergrund des übrigen Vorkommens gestellt, *zufällig*. Wir müssen hier vielleicht damit rechnen, dass die einzelnen Voraussetzungen

des Vorkommens zwar *je für sich* bestanden haben, dass aber *die erforderliche Kombination* der Bedingungen in einem oder dem anderen bedeutungsvollen Moment nicht vorhanden gewesen ist. Bei der Verschiedenheit der einzelnen Bedingungen eines Vorkommens liegt diese Möglichkeit offenbar jederzeit nahe. Darin liegt wohl zum wesentlichen Teil der Grund zu dem Gepräge des *Zufälligen*, der in so vielen Hinsichten die Verhältnisse des Vorkommens kennzeichnet und der auch in dieser Studie des öfteren hervorgehoben worden ist. *Je mehr man sich in die Einzelheiten der Vegetation vertieft, desto mehr treten Fälle hervor, die uns den Stempel dieses rein Zufälligen zu tragen scheinen. Und diese Fälle sind so zahlreich, dass man, wenigstens vorläufig, berechtigt und gezwungen zu sein scheint, mit dem Zufall als einem wirklichen Faktor bei der pflanzengeographischen Erörterung zu rechnen.*

Was oben hervorgehoben worden ist, gibt mir Anlass, den Begriff des *Zufalls* als pflanzengeographisches Problem etwas näher zu besprechen. Ich bin hierbei gezwungen, in einigen Punkten zu wiederholen, was auf den nächst vorhergehenden Seiten ausgeführt worden ist.

Der Zufall als pflanzengeographischer Faktor.

In dieser Studie ist in verschiedenem Zusammenhang (z. B. S. 31, 41, 61, 91, 112, 120—121) auf den *Zufall* als bei manchem Erscheinungsverhältnis einwirkenden Umstand hingewiesen worden. Seinen unzweifelhaften, aber übersehenen Einfluss habe ich früher in meiner Studie über die Laubwiesenvegetation, später in meiner Studie »Die Entfernung als pflanzengeographischer Faktor« (siehe 1917, z. B. S. 592, 596, 619 = 1922 B, S. 98, 101, 122; 1921, S. 54) geltend gemacht. Die Frage verdient, näher entwickelt zu werden.

Kann man vom Zufall als pflanzengeographischem Faktor sprechen?

Das Vorkommen und die Verbreitung einer Art beruhen teils auf deren eigenem Wesen: deren Ansprüchen an Wärme, Wasser, Nahrung u. a., deren Voraussetzungen zu mehr oder weniger schneller, mehr oder weniger effektiver Ausbreitung, teils auf den herrschenden oder früher herrschend gewesenen geographischen, topographischen und meteorologischen Bedingungen. Die einzelnen Faktoren wirken innerhalb gewisser Grenzen, greifen auf verschiedene Weise ineinander ein. Sie geben der Verbreitung gewisse Möglichkeiten, setzen der Wanderung gewisse natürliche Grenzen. Innerhalb dieser Grenzen machen sich die grösseren oder geringeren Ausbreitungsbedingungen der einzelnen Art geltend. Hierbei tritt offenbar der Zufall als in ausgedehntem Masse einwirkender Umstand auf, bald begünsti-

gend, bald hemmend. Ganz besonders muss er beim Studium der Verbreitung im Detail zu Gesicht kommen.

Da ich also den »Zufall« unter die pflanzengeographischen Faktoren aufnehmen will, habe ich hier zu präzisieren, welche Bedeutung ich in diesen Begriff hineinlege.

Die unreflektierte Weltanschauung bezeichnet mit »Zufall« gewöhnlich nur den reinen Gegensatz zur Gesetzmässigkeit: »whatever (it is supposed) cannot be ascribed to any law is attributed to chance« (vgl. J. ST. MILL: *A System of Logic Ratiocinative and Inductive*. The Silver Library Ed., 1906, Book III, Ch. XVII, § 2 (S. 345)). Die Wissenschaft hat keine Veranlassung, den Begriff Zufall in diesem negativen Sinn anzuwenden. Die Wissenschaft nimmt an, dass alle Erscheinungen, mit denen sie sich befasst, unausweichlich aus vorhergehenden Ursachen entspringen. Aber wir sind berechtigt, den Begriff Zufall in relativem Sinn zu gebrauchen. In dieser Bedeutung wird er angewendet (RUDOLF EISLER: *Wörterbuch der philosophischen Begriffe*, 1910, Dritte Auflage, Bd. III, S. 1903), um zu bezeichnen: »1) das Eintreffen unbeabsichtigter, unvorhergesehener, aber kausal bestimmter Ereignisse, 2) das Zusammentreffen zweier, in keinem (direkten) Kausalzusammenhang stehender Ereignisreihen, das einer Berechnung nicht zugänglich ist, so aber, dass sowohl jeder der Vorgänge Wirkung einer Kausalreihe, als auch das Zusammentreffen beider Kausalreihen im Weltzusammenhang begründet sein muss. Das Zufällige (s. Accidens, Kontingenz) in diesem Sinne ist das (für uns) nicht gesetzlich Bestimmbare, nicht zur Allgemeinheit und Notwendigkeit des Gesetzes Erhebbares. Eine grosse Rolle spielt der »Zufall«, bedingt durch das Zusammentreffen von verschiedenen Kausalreihen sowie durch die Individualitäten, in der Geschichte (s. Soziologie).«

Namentlich im letzteren Sinn kommt dem Begriff Zufall in unserer praktischen Weltanschauung eine grosse und tiefgreifende Bedeutung zu. Wir stellen ihn unter die pflanzengeographischen Probleme ein:

Untersucht man den Begriff »Ursache« in seiner Anwendung auf das Vorkommen einer Pflanze, so findet man, dass er sich in eine grosse Anzahl einzelner Umstände oder Faktoren auflöst. Jeder von diesen übt oder hat einen gewissen Einfluss ausgeübt, aber nur zusammen konstituieren sie die nötige Voraussetzung zu dem bestehenden Erscheinungsverhältnis. Nur einen gewissen Umstand als Ursache anzugeben, ist also nicht korrekt; es bedeutet eine Unvollständigkeit. Es müssen sämtliche unerlässlichen Bedingungen während einer gewissen, oft recht beschränkten Zeitperiode vorhanden gewesen sein. — Die einzelnen pflanzengeographischen Faktoren sind teilweise von ganz verschiedener Natur (die endogenen und die exogenen Faktoren)

und stehen demgemäss oftmals in keinem organischen Zusammenhang. Sie können offenbar auf sehr verschiedene Weise und mit sehr wechselnder relativer Stärke ineinander eingreifen. Wie dies im einzelnen Fall geschieht, lässt sich augenscheinlich oft überhaupt nicht voraussehen. Es ist also nichts in jedem seiner Details »gesetzlich Bestimmbares«. Das Resultat des Eingreifens der Faktoren stellt mithin in dem vorausgesetzten Fall auch nichts in jedem Detail »zur Allgemeinheit und Notwendigkeit des Gesetzes Erhebbares« dar. *Das Zufällige liegt also hier bloss in der Art bzw. dem Zeitpunkt des Zusammenspiels der Kombination der wirksamen Faktoren, nicht in dem Wirken der Faktoren an sich.*

Wir schliessen also bei der pflanzengeographischen Erörterung in den Begriff Zufall einen Ursachenkomplex ein, welcher so zusammengesetzt ist, dass die wissenschaftliche Forschung sich wenigstens zurzeit nicht einmal die Aufgabe stellen kann, seine eventuelle innere Gesetzmässigkeit ins reine zu bringen. Der Zufall stellt sich also wenigstens scheinbar als eine Einheit dar und dürfte kaum anders wie als solche behandelt werden können. Einen solchen Ursachenkomplex scheinen wir berechtigt und gezwungen zu sein, in der Pflanzengeographie wenigstens vorläufig als ein wirksames Moment unter anderen zu betrachten. Noch steht die Pflanzengeographie nicht vor der Möglichkeit, jedes Erscheinungsverhältnis in einem oder dem anderen positiven Gesetz begründet zu finden. Es dürfte für die Pflanzengeographie von Bedeutung sein, dies festzustellen.

Es scheint angebracht, hier zur Beleuchtung des Gesagten noch einige konkrete Beispiele anzuführen, die uns Exponenten für das Spiel des Zufalls zu bilden scheinen:

Eine seltene Art kommt an einer gewissen Lokalität vor, fehlt aber an ganz ähnlichen in der Umgebung. Dazu, dass die Art gewisse Voraussetzungen gehabt hat, in der Gegend Fuss zu fassen, haben verschiedene begünstigenden Umstände beigetragen. Dass es ihr aber tatsächlich gelungen ist, diesen einzelnen Platz zu erobern, wozu die Aussichten offenbar nicht gross gewesen sind, da die Zahl der Fundplätze nicht grösser geworden ist, dabei hat ganz sicher ein glücklicher Zufall mitgewirkt. Ein Zufall ist es ohne Zweifel auch, dass der Siedelplatz gerade der betreffende und nicht ein anderer, ähnlicher der Gegend geworden ist. In diesem Fall scheint man berechtigt, auf den Zufall als den letzten Endes wirksamen pflanzengeographischen Faktor hinzuweisen.

Werfen wir zum Beweis für das Gesagte einen Blick auf das Vorkommen der seltenen Arten in der Laubwiesenvegetation. Die Fundorte liegen über ganz Åland zerstreut, am dichtesten jedoch ganz natürlich in den westlichen

Teilen, wo die Artenzahl am grössten ist. Im übrigen macht sich eine vollkommene Planlosigkeit geltend. Von den Arten der Laubwiesenvegetation haben beispielsweise *Alnus incana* und *Geranium columbinum* je einen einzelnen Fundort im nördlichen Åland, die unten genannten hinwieder einzelne oder wenige Fundorte in den südlichen Teilen der Landschaft: *Rubus pruinosus*, *Carex ornithopus*, *Stellaria Holostea*, *Corydalis intermedia*, *Sedum rupestre*, *Potentilla minor*, *Mercurialis perennis*, *Hypericum hirsutum*, *Campanula latifolia*. Die folgenden treten zerstreut in verschiedenen Teilen der Landschaft auf, für jede wird die Zahl der Fundorte und in Klammern die Zahl der Kirchspiele, auf die sich die Fundorte verteilen, angegeben: *Rosa tomentosa* 4 (4), *Tilia cordata* 2 (2), *Phleum Boehmeri* 9 (6), *Brachypodium silvaticum* 8 (5), *Allium ursinum* 4 (3), *Fritillaria Meleagris* 4 (3), *Cypripedium calceolus* 2 (2), *Ophrys muscifera* 7 (4), *Orchis mascula* 10 (3), *Herminium monorchis* 3 (1), *Cephalanthera longifolia* 9 (4), *Epipactis latifolia* 6 (4), *Vicia lathyroides* 4 (2), *Lathyrus silvestris* 6 (4), *L. niger* 7 (4), *Geranium dissectum* 8 (5), *Viola stagnina* 3 (2), *Ajuga pyramidalis* 3 (3), *Asperula odorata* 9 (5), *Crepis praemorsa* 8 (4).

Ein anderes Beispiel.

Ich berühre in einer früheren Studie (1921) das Verhalten, dass die Laubwiesenvegetation, die schon ostwärts auf Åland immer artenärmer wird, auf dem finnländischen Kontinent immer mehr an Arten verliert. Die Ursache hierzu habe ich in gewissem Masse der zunehmenden Entfernung von einem westlichen Ausbreitungszentrum zugeschrieben. Von den Arten der åländischen Laubwiese gehen einige weiter, andere weniger weit nach Osten. Manche Arten weisen isolierte Siedelplätze mehr oder weniger weit nach Osten auf (vgl. S. 61 der vorliegenden Studie). Es ist oft die Frage aufgeworfen worden, wie diese isolierten Vorkommnisse zu erklären sind. Weshalb kommt gerade diese südliche Art an diesem entlegenen isolierten Platz vor? Das Verhalten scheint sich in manchen Fällen aufzuklären, wenn man nicht die fraglichen Arten an sich betrachtet, sondern sie als Elemente einer Vegetation sieht, deren Artenzahl während des Vordringens hierher stark reduziert worden ist. Die Reduktion ist offenbar in bezug auf ihre *qualitative* Natur in hohem Grade durch den blossen Zufall bestimmt worden. Das eine Mal hat der Zufall die eine Art, das andere Mal die andere begünstigt. — Auf Åland gestalten sich die Artenverluste in der Laubwiesenvegetation für die mehr nach Osten gelegenen Kirchspiele Föglö, Saltvik und Sund ungefähr gleich gross. Die verloren gegangenen Arten sind dagegen nur zum Teil Föglö (südlich von der Lumparförde) sowie Saltvik und Sund (nördlich von der genannten Förde [= fjärd]) gemeinsam. Der Zufall tritt hier deutlich hervor. —

Wie hat sich die Pflanzengeographie gegenüber dem Zufall als wirksamem Moment verhalten?

In den einleitenden Worten seines Handbuchs der Pflanzengeographie 1890 definiert DRUDE die Aufgabe der Pflanzengeographie folgendermassen:

»Unter Pflanzengeographie verstehen wir die wissenschaftliche Betrachtungsweise der *Flora* im Lichte der physikalischen Geographie: ihre Aufgabe besteht in der Erforschung der *Gesetzmässigkeit der verschiedenartigen Verbreitung* von den Elementen dieser Flora über die Erdoberfläche, und in der Erforschung der *Wechselbeziehungen* zwischen der *Erscheinungsweise* des Pflanzenlebens und seinen mit der geographischen Lage sich verändernden äusseren Bedingungen.»

Die Pflanzengeographie sucht die Gesetze für die Verbreitung der Pflanzen auf. Je mehr die Forschung fortgeschritten ist, desto mehr haben Verhältnisse, die früher rätselhaft erschienen waren, ihre natürliche Erklärung gefunden. Man hat in manchem Fall Gesetzmässigkeit gefunden, wo früher Verwirrung zu herrschen schien. Man hat sich dabei vielleicht verlocken lassen, einen positiven Erklärungsgrund für beinahe jede Verbreitungsform zu erwarten. Hierin ist man jedoch offenbar zu weit gegangen. In manchem Fall verbirgt sich ganz sicher der Zufall als nächstliegender Erklärungsgrund. Andeutungen hierüber fehlen auch nicht in der Literatur.¹⁾ *Aber die Pflan-*

1) Einige Beispiele hierfür aus der klassischen Literatur scheinen am Platze zu sein.

Im Zusammenhang mit der Flora der Galapagos-Inseln schreibt ENGLER (1882, S. 182):

»Da von den 374 Arten der Galapagos-Inseln 181, also etwa 50 % endemisch sind, ein grosser Theil der nicht endemischen Formen aber erst in neuerer Zeit dahin gelangt sind, so sehen wir, dass auch hier die Einwanderung über das Meer hinweg beschränkt ist. Nur besondere Zufälle begünstigten das Einwandern der einen oder andern Art, die Einwanderung war keine stetige, wie auf dem Continent, es trat also auch Isolirung der Nachkommen ein und die Entwicklung von neuentstandenen Eigenthümlichkeiten war nicht durch Vermischung mit Nachkommen des alten Typus beeinträchtigt. Dass eben nur gewisse Zufälle bei dem Transport der Samen nach den Galapagos-Inseln wirkten, das sehen wir auch daran, dass jede der Inseln eine erhebliche Anzahl endemischer Formen besitzt, so Charles 42, Chatham 28, James 24, Albemarle 19, Indefatigable 10.»

In dem Kapitel »Flora der Inseln« von DRUDES Handbuch der Pflanzengeographie, 1890, fesseln in der Besprechung folgende Worte (S. 135):

»— — — — Der Möglichkeiten sind zu viele, und das Schicksal der Arten in ihrer Verbreitung ist gewiss oft wechselvoll gewesen. — — — —»

Bei W a r m i n g - G r a e b n e r: Eug. Warmings Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie (1914—1918) stossen wir auf folgende Sätze:

zengeographie hat zweifelsohne darin ein Versäumnis anzumerken, dass sie nicht mit diesem Zufall als einem wirklichen, in weitem Umfang wirksamen Faktor gerechnet hat, der gleich anderen Faktoren eine Untersuchung erfordert hätte. Hiervon zeugen schon die zusammenfassenden Handbücher der Pflanzengeographie. Unter den darin behandelten Faktoren sucht man vergebens nach dem Zufall. — Dass der Zufall tatsächlich einer Unmenge von Erscheinungsverhältnissen zugrunde liegen muss, ist jedoch durchaus natürlich. Es ist ebenso selbstverständlich, wie dass dem Zufall bei der Ausgestaltung der geschichtlichen Entwicklung der Menschheit eine bestimmende Rolle zugekommen ist, und dass man in bezug auf die künftige Entwicklung nach wie vor mit diesem Zufall als einem sehr bedeutungsvollen Faktor zu rechnen hat.¹⁾

Dass der Zufall als wirklicher pflanzengeographischer Faktor so sehr der Aufmerksamkeit entgangen ist, erklärt sich am ehesten aus zwei Umständen. Teils ist sein Einfluss zweifelsohne immer schwer quantitativ

» — — — Welche Art mit der grössten Anzahl von Exemplaren auftritt, wird gewiss oft von zufälligen Verhältnissen abhängen, ein kleines Mehr oder Weniger wird sicher oft eine grosse Rolle spielen, ebenso oft die Zufälligkeit, welche Art sich zuerst anfang; aber im übrigen scheint es, dass morphologische und biologische Verhältnisse (z. B. Entwicklung zu verschiedener Zeit) die Natur des Wettbewerbes ändern können» (S. 303).

»Noch ein Umstand sei hervorgehoben, der für die Verbreitung der Arten von Bedeutung ist, nämlich: *welche Art zufällig zuerst anlangte*. Sind die Verhältnisse derart, dass sie für mehrere Arten gleich gut passen, so wird der Ausfall des Kampfes davon abhängen, welcher Art es gelingt, das Gelände zuerst zu besetzen: »*beati possidentes*» werden dann den Besitz möglicherweise behaupten können. Hierdurch ist vermutlich die Verteilung der Phragmiteta, der Scirpeta und anderer Bestände in unseren Rohrsümpfen oder die Verteilung verschiedener Zwergsträucher auf den Zwergstrauchheiden zu erklären» (S. 938).

¹⁾ Selbstverständlich kommt dem Zufall bei der Gestaltung der historischen Entwicklung der Menschheit eine noch grössere Rolle zu als bei der Entwicklung der Vegetation auf der Erde. Hier gesellt sich ja als äusserst bedeutungsvolles Moment die Selbsttätigkeit des Menschen hinzu, die die einzelnen Individuen in manchem Fall gegenüber ähnlichen Situationen auf verschiedene Weise reagieren lässt.

Es kann vielleicht geltend gemacht werden, dass ich mit der Erörterung des Zufalls als pflanzengeographischer Faktor einen Begriff einführen wolle, der leicht zu einer Ablagerstätte gemacht werden kann, an die jedes schwer erklärlche Verhalten bequem verwiesen wird. Hierzu ist nur zu bemerken, dass ein Hinweis auf den Zufall als Erklärungsgrund natürlich eine ebenso sorgfältige Prüfung erfordert wie ein Hinweis auf jeden anderen Faktor.

zu messen, in vielen Fällen schwer überhaupt zu isolieren. Teils erfordert die Enthüllung des Zufalls als Faktor von grösserer und allgemeinerer Tragweite — ganz wie es beispielsweise mit der Entfernung als Faktor der Fall ist — ein sehr grosses und detailliertes Material. Die Beschaffung eines solchen Detailmaterials hat ja bisher im allgemeinen nicht zum Programm der Pflanzengeographie gehört (vgl. die Darstellung 1921, S. 51).

Offenbar hat der Zufall in höherem oder niederem Grad bei der Entstehung der meisten Verbreitungsverhältnisse mitgewirkt. Seine Einwirkung, vielleicht richtiger der *Grad* seiner Einwirkung, lässt sich jedoch, wie oben angedeutet wurde, begreiflicherweise nicht immer leicht ablesen. Hier sei zur Bestätigung des zuletzt Gesagten auf eine früher von mir nachgewiesene Eigentümlichkeit in der Verbreitung der Pflanzen auf Åland hingewiesen, ein Verhalten, das ein beredtes Zeugnis für die ausserordentlich weitgreifende Rolle des Zufalls abgibt, welches aber erst zum Vorschein kommt und kommen kann bei einem sehr eingehenden Detailstudium des Vorkommens der Arten.

Meine Laubwiesenstudien zeigen (vgl. S. 31, 35—36 vorliegender Studie), wie sich auf Åland innerhalb desselben pflanzengeographischen Distrikts die Artenzahl (ohne Rücksicht darauf, wieviele der vorkommenden Arten dieselben sind) für in den Standorts- und Vegetationsverhältnissen ähnliche Gebiete gleicher Grösse (Inseln, Landzungen o. dgl.) ungefähr gleich stellt. Mit vermehrtem oder vermindertem Areal vermehrt oder vermindert sich die Artenzahl. Für die Entwicklung wesentlich aller Arten eines Formationstypus ist mit Notwendigkeit ein Gebiet von einer gewissen Mindestgrösse erforderlich (S. 38). Die einzelnen Laubwiesengebiete weisen also je nach ihrem Areal stets nur einen mehr oder weniger bedeutenden Teil der Arten auf, die in dem Distrikt vorkommen und also theoretisch Aussicht zur Einwanderung gehabt zu haben scheinen. Jedem Gebiet fehlt m. a. W. eine grössere oder kleinere Zahl von den Arten des Distrikts, darunter meist auch allgemeiner verbreitete. — Dieser Sachverhalt, an dem man infolge der bedeutenden, in der Erinnerung schwer übersehbaren Zahl der Arten leicht vorbeigeht, tritt mitunter beim Vergleich nahegelegener Gebiete von derselben Natur grell hervor. Neben einem überwiegenden Kontingent gemeinsamer Arten gibt es in der Regel eine Anzahl bemerkenswerter Differenzen, die man kaum erwartet hat.¹⁾ *Die Ursache dieser*

¹⁾ Der Interessierte sei auf die Laubwiesenstudien des Verf. hingewiesen, Kap. VII (Vergleichende Durchmusterung der Flora der verschiedenen Spezialgebiete), wo S. 577—580 (= 1922 B, S. 86—89) ein Vergleich in dieser Hinsicht zwischen einer Anzahl von Gebieten angestellt wird (siehe auch S. 479 = 1922 B, S. 3).

Differenzen dürfte wohl in der Regel in Zufälligkeiten zu finden sein. Die fraglichen Gebiete vermögen nur eine gewisse Anzahl der für die Einwanderung disponiblen Arten aufzunehmen. Die später anlangenden begegnen einer geschlossenen Vegetation. Es ist in hohem Grade der Zufall, welcher entscheidet, ob es einer Art gelingt, Fuss zu fassen, bevor sich die Vegetation geschlossen hat und damit der Einwanderung neuer Elemente ein mehr oder weniger effektives Hindernis errichtet wird. Selbstverständlich werden vor allem Arten mit geringerer Ausbreitungskapazität von diesem Spiel des Zufalls berührt, mitunter trifft es aber auch häufige Arten. (S. die Darstellung S. 41 sowie 1915—1917, S. 618—620 = 1922 B, S. 121—123.)¹⁾ In diesem Zusammenhang sind auch die Darstellung der seltenen Arten S. 117—123 dieser Studie und Kap. X in des Verf. Studie von 1917 (= 1922 B) sowie die in letzterer Studie (S. 630—632 = 1922 B, S. 131—134) über die gotländische Flora vorgebrachten Gesichtspunkte zu beachten. Ferner sei auf meine Laubwiesenstudien S. 580—585 (= 1922 B, S. 89—93) verwiesen, wo eine Anzahl auf Åland sehr häufig vorkommender Arten aufgezählt wird, die ohne jede sichtbare Ursache in einem oder dem anderen der in dieser Studie behandelten 30 Spezialgebiete fehlen.

Schliesslich seien hier als Beispiele für das augenscheinliche Spiel des Zufalls einige auffällige Eigentümlichkeiten in der Verbreitung mehrerer Arten der Laubwiesenvegetation angemerkt.

¹⁾ Hierbei scheint folgende Äusserung von A. DE CANDOLLE von Interesse zu sein (1855, S. 1057):

»Certaines espèces existent dans une région, et manquent à telle autre région où elles pourraient parfaitement vivre, sous l'empire des conditions actuelles. Je veux dire que si on les y transporte, elles y réussissent, non seulement dans les jardins, mais même en rase campagne, où elles deviennent spontanées (chap. VIII, p. 607). Il paraît que beaucoup de plantes seraient dans ce cas, et se naturaliseraient aisément si les espèces préexistantes dans chaque pays n'opposaient un obstacle très grand à la diffusion d'espèces nouvelles, par leurs racines, leur ombre et la multitude de leurs graines qui se trouvent en réserve dans le terrain (p. 623, 798). Sans doute, la séparation actuelle des continents et l'absence de moyens de transport, ont empêché souvent l'extension; mais il est clair aussi que la position primitive, du moins la position ancienne des espèces, est une condition dominante, étrangère aux conditions actuelles de climat et de séparation ou de contiguité des continents. En d'autres termes, la seule cause apparente de l'absence d'une espèce dans un pays, est quelquefois qu'elle ne s'y trouvait pas à une époque, si ce n'est primitive, du moins antérieure à la nôtre.»

Avena pratensis. Die Art, die unter anderem an mehreren Orten in Lemland und Kökar auftritt, ist in dem dazwischenliegenden Föglö und in Sottunga an nur je einer Lokalität aufgezeichnet.

Poa compressa, in den meisten Teilen der Landschaft allgemein verbreitet (jedoch nicht aus Kumlinge und Brändö bekannt), ist in Kökar nur an zwei Lokalitäten aufgezeichnet.

Carex flava kommt an einer grösseren Anzahl Lokalitäten, u. a. in Sottunga, vor, ist aber in Föglö und Kökar nur an einer Lokalität aufgezeichnet.

Polygonum multiflorum, unter anderem im Schärenarchipel von Lemland allgemein verbreitet und mit mehreren Siedelplätzen in Sottunga und Kökar, fehlt in dem dazwischenliegenden Föglö.

Orchis incarnata fehlt im Schärenarchipel von Lemland, kommt aber in angrenzenden Teilen der Landschaft vor.

Gymnadenia conopsea, mit Vorkommen u. a. in Lemland, Sottunga, Kökar und Kumlinge, fehlt in Föglö.

Polygonum viviparum, sonst über ganz Åland verbreitet, fehlt in Kökar.

Anemone Hepatica, sonst in ganz Åland häufig (jedoch nicht in Brändö), ist in Sottunga an nur einer Lokalität aufgezeichnet.

Anemone nemorosa, sonst in ganz Åland häufig (jedoch nicht in Kumlinge), äusserst selten in Sottunga (im Schärenarchipel des Kirchspiels überhaupt nicht notiert) und Kökar; fehlt in Brändö.

Draba incana, im Schärenarchipel im allgemeinen mehr oder weniger verbreitet, kommt nur spärlich in Föglö vor.

Sedum annuum, mehr oder weniger verbreitet (jedoch nicht in Kumlinge und Brändö aufgezeichnet), aber bemerkenswert spärlich im NW Schärenarchipel.

Saxifraga tridactylites, in Föglö bedeutend spärlicher als in den benachbarten Gegenden.

S. granulata, sonst über ganz Åland verbreitet (jedoch nicht aus Brändö bekannt und in Kumlinge selten), in Kökar nur auf Kyrkogårdsö (zu Sottunga gerechnet) aufgezeichnet.

Alchemilla pubescens, sonst allgemein verbreitet, spärlich in Sottunga und Brändö, wird in Kökar (und Kumlinge?) vermisst.

A. pastoralis, wie die vorherg. (jedoch spärlich auch in Kumlinge).

Vicia sepium, sonst über die ganze Landschaft verbreitet, fehlt in Sottunga.

Lathyrus vernus, in Lemland bemerkenswert spärlicher als in den angrenzenden Gebieten.

Oxalis Acetosella, sonst recht verbreitet (jedoch in Kumlinge und Brändö selten), fehlt in Sottunga.

Auch bei der Durchmusterung der Flora der einzelnen Kirchspiele treten bald verschiedene Eigentümlichkeiten hervor, die kaum einer anderen Ursache als dem Zufall zuzuschreiben sein dürften. Einige Beispiele:

In Sottunga fehlen in der Laubwiesenvegetation bemerkenswerterweise z. B. folgende Arten mit Vorkommen in den naheliegenden Gebieten: *Cotoneaster integerrima*, *Sorbus fennica*, *Acer platanoides*, *Carex dioica*, *C. digitata*,

Actaea spicata, *Dentaria bulbifera*, *Vicia sepium*, *Geranium molle*, *Oxalis Acetosella*. Bemerkenswert selten sind hier *Mespilus curvisepala*, *Rubus caesius*, *Anemone Hepatica*, *A. nemorosa*, *Alchemilla pastoralis*, *Polygala amarella*, *Helianthemum Chamaecistus*, *Gentiana *suecica*. Höchst überraschend ist das Vorkommen von *Carex Hornschuchiana* (nächste Lokalität im Schärenarchipel von Lemland) und *Ajuga pyramidalis* (sonst an je einer Lokalität in Jomala und Eckerö).

In Föglö fällt beispielsweise das Fehlen von *Polygonatum multiflorum*, *Gymnadenia conopsea* und *Veronica spicata* auf. Bemerkenswert selten sind z. B. *Avena pratensis*, *Carex flava*, *Draba incana*, *Saxifraga tridactylites*, *Polygala amarella*, *Gentiana *suecica*. Zu beachten ist das Vorkommen u. a. von *Rubus pruinosis*, *Brachypodium silvaticum*, *Corydalis intermedia*, *Lathyrus niger*, *Asperula odorata*.

Oben (S. 133) wurde hervorgehoben, wie die Artzusammensetzung in einzelnen Gebieten (Inseln, Landzungen o. dgl.) Verschiedenheiten zeigt, zu denen der Zufall in hohem Grade beigetragen haben muss. Schreitet man dann zu einer vergleichenden Musterung der Frequenzverhältnisse in diesen einzelnen Gebieten, so findet man, dass eine und dieselbe Art in den verschiedenen Gebieten oft mit sehr verschiedenem Frequenzgrad auftritt, und zwar auch, wo die Standortsverhältnisse ähnliche sind. Ebenso findet man die einzelne Art oft in den einzelnen Partien eines und desselben Gebietes sehr ungleichmässig verteilt, und dies auch da, wo die Naturverhältnisse gleichartige sind. Auf diesen Tatbestand habe ich in meinen Laubwiesenstudien (1917, S. 594 = 1922 B, S. 100) aufmerksam gemacht. Auch hier beobachtet man das Spiel des Zufalls. — Nicht selten findet man in einem Gebiet eine Art mit ganz unerwartet hoher Frequenz und Dichtigkeit; sie ist hier ganz sicher durch einen besonders günstigen Zufall begünstigt worden.

Die Ungleichförmigkeit, die sich in der Artzusammensetzung zwischen den verschiedenen Laubwiesengebieten, wie auch zwischen deren einzelnen Teilen, geltend macht, findet ein Gegenstück in den einzelnen Standorten desselben Typus. Auch die Pflanzenbedeckung dieser letzteren zeigt in der Artzusammensetzung oft bedeutende Differenzen, und zwar auch dort, wo die Voraussetzungen ganz gleiche zu sein scheinen. Das Gesagte gilt auch von Standorten in unmittelbarer Nähe voneinander. Der Grund hierzu ist selbstverständlich derselbe wie für die einzelnen Gebiete (vgl. die Darstellung S. 41, 133—134 und 1915, S. 39—40; 1917, S. 594—597 = 1922 B, S. 100—102). Also: die einzelnen Standorte sind selten so gross, dass die Arten sämtlicher Standortstypen daselbst Platz finden. Zwischen den für die Einwanderung verfügbaren Arten wird mithin eine Konkurrenz unvermeidlich.

Die grösste Aussicht haben bei dieser natürlich die Arten, welche die grösste Ausbreitungskapazität besitzen. Sobald sich die Pflanzendecke geschlossen hat, werden die Aussichten, Fuss zu fassen, sehr gering (s. die Darstellung a. a. O., S. 593 = 1922 B, S. 98—99). Viele Arten werden also nur darum ausgeschlossen, weil sie »zu spät gekommen« sind (vgl. S. 38 vorliegender Studie; 1917, S. 619 = 1922 B, S. 121). Bei dem Wettbewerb, der hier skizziert worden ist, wird ganz natürlich der *Zufall* eine grosse Rolle spielen, eine um so grössere, je grösser die Zahl der Konkurrenten und je kleiner das zu Gebote stehende Areal ist.

Wo die einzelnen homogenen Siedelplätze wie auf Åland klein, aber die Artenzahl bedeutend ist, wird also die Pflanzendecke stark das Gepräge des reinen *Zufalls* tragen. Die Pflanzendecke eines sog. Standorts würde in solchen Fällen nur zeigen, »wie sich die *Zusammensetzung* der Pflanzendecke unter gewissen gegebenen Verhältnissen (teils an dem betreffenden Platz, teils in der Umgebung) gestalten *kann*« (a. a. O., S. 620 = 1922 B, S. 123; wird auch 1915, S. 39 hervorgehoben); »in einem durchaus gleichartigen Gebiet einige Schritte weiter kann sie sich in einer oder der anderen Hinsicht auf ganz *andere* Weise entwickelt haben; ein Gegenstück zu ihr ist überhaupt nicht zu finden« (a. a. O. S. 596 = 1922 B, S. 102).

Der Zufall spielt, wie aus der obigen Darstellung hervorgegangen ist, bei der Entwicklung der verschiedenen Pflanzengesellschaften, bei der Bewachung der einzelnen Standorte ebenso wie bei der Entwicklung der Vegetation und Flora über grössere Gebiete eine bedeutende Rolle. Wie gross sein Einfluss ist, lässt sich im einzelnen Fall natürlich schwer entscheiden. Wirkt doch auf die Beschaffenheit der Pflanzendecke eine Fülle von Umständen ein. Es ist schwierig, den Einfluss jedes einzelnen zu isolieren, zu überblicken und zu messen. Hier spricht die *Entfernung* mit, über die die Ausbreitung erfolgen soll, hier wirkt die *Exposition* für die Bewachung ein. Hier spielen die *Grösse* und der *Charakter* des betreffenden Areals herein. Hier kommt schliesslich in entscheidender Weise in Betracht, *welche* — und *wie zahlreich* — die disponiblen Arten gewesen sind (s. 1917, S. 592, 619—620 = 1922 B, S. 98, 122). Ihre relative Ausbreitungskapazität unter den bestehenden geographischen und topographischen Verhältnissen ist begreiflicherweise der Umstand, der zunächst Aussicht hat, den Ausschlag zu geben für die Artzusammensetzung eines Gebietes, das der Aussaat offensteht (siehe 1917, z. B. S. 592 = 1922 B, S. 98).

Offenbar lässt dieses Spiel des Zufalls, so stark es auch der qualitativen Natur der Pflanzendecke seinen Stempel aufdrückt, die Artenzahl selbst in

recht hohem Grade unberührt. Hierin liegt augenscheinlich der Grund z. B. dazu, dass sich das Artenmaterial innerhalb derselben Pflanzengesellschaften so bemerkenswert konstant auf die verschiedenen Frequenzgrade verteilt (vgl. 1917, S. 623 = 1922 B, S. 125), trotzdem die Arten, welche auf die betreffenden Frequenzkategorien entfallen, wesentlich wechseln können. Hieraus erklärt es sich auch, dass sich die Zahl der gemeinsamen Arten bei der Gegenüberstellung verschiedener vergleichbarer Gebiete mit gleichartiger Bewachsung so bemerkenswert ähnlich darstellt, obwohl die gemeinsamen Arten von Fall zu Fall wechseln.

Gegenüber dem oben Ausgeführten gewinnt die Artenzahl als pflanzengeographischer Faktor an Bedeutung.

JACCARD schreibt (1902 in Flora S. 375):

»Nun ist aber für die Vertheilung der Arten auf der alpinen Weide, die Wirkung der *in den Pflanzen selbst liegenden* Ursachen auf ein Minimum reducirt. Wenigstens können wir nicht nachweisen, dass die eine oder andere Art dem betrachteten Formationstypus besser oder weniger gut angepasst sei; denn für sich allein scheint jede auf der Weide gleich gut gedeihen zu können. Die unendliche Mannigfaltigkeit in der Gruppierung der Arten an verschiedenen Localitäten muss also vor Allem zurückgeführt werden auf *äussere* Factoren, d. h. auf secundäre Unterschiede in den ökologischen Factoren oder ihrer Gruppierung. Selbstverständlich müssen minime Differenzen in den Ansprüchen der Arten ebenfalls vorhanden sein. Aber die secundären Factoren schliessen keine der concurrirenden Arten absolut aus; da sie aber bestimmte Arten begünstigen, wird durch sie an jedem Punkt der alpinen Weide aus der Zahl der concurrirenden möglichen Arten eine bestimmte Gruppe ausgewählt.»

Wie schon S. 41 hervorgehoben wurde, hat JACCARD kaum recht in bezug auf die Rolle, die er in dem obigen Zitat den *sekundären ökologischen Factoren* zuschreibt. Die Gesetzmässigkeit, auf die oben aufmerksam gemacht worden ist, könnte kaum daraus hervorgegangen sein. Im wesentlichen scheint der Zufall den Platz einzunehmen, den Jaccard den »sekundären« ökologischen Faktoren zugeteilt hat.

Auf die pflanzengeographischen Konsequenzen meiner Auffassung von der Rolle des Zufalls werde ich zurückkommen.

ZITIERTE LITERATUR.

- ARRHENIUS, O., 1920, Öcologiske Studien in den Stockholmer Schären. Stockholm.
- AUER, V., 1923, Suotutkimuksia Kuusamon ja Kuolajärven vaara-alueilta. Moorforschungen in den Vaaragebieten von Kuusamo und Kuolajärvi. Referat (Communicationes ex Instituto quaestionum forestalium Finlandiae editae, 6).
- BERGROTH, O., 1894, Anteckningar om vegetationen i gränstrakterna mellan Åland och Åbo-området (Acta Soc. pro F. et Fl. Fennica, XI, N:o 3).
- BRAUN, J., 1913, Die Vegetationsverhältnisse der Schneestufe in den Rätisch-Lepontischen Alpen. Ein Bild des Pflanzenlebens an seinen äussersten Grenzen (Neue Denkschriften der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft. Nouveaux Mémoires de la Société Helvétique des Sciences Naturelles. XLVIII).
- CAJANDER, A. K., 1914, Kasvien vaellusteistä Suomeen (Lännetår. Uusi Jakso, II).
- »— 1916, Metsänhoidon perusteet. I. Kasvibiologian ja Kasvimaantieteen pääpiirteet, Porvoo.
- »— 1921, Zur Kenntnis der Einwanderungswege der Pflanzenarten nach Finnland (Acta Forestalia Fennica, 21).
- »— 1923, Forstlich-geographische Übersicht Finnlands (Ibid., 25).
- »— 1923, Über die Verteilung des fruchtbaren Bodens in Finnland und über den Einfluss dieser Verteilung auf die wirtschaftlichen Verhältnisse im Lande (Ibid., 25).
- CEDERHVARF, B. J., 1912, Neolitiska lerrfigurer på Åland (Finska Fornminnesföreningens tidskrift, XXVI).
- DE CANDOLLE, ALPH., Géographie botanique raisonnée ou exposition des faits principaux et des lois concernant la distribution géographique des plantes de l'époque actuelle. I—II. Paris.
- DIELS, L., 1918, Pflanzengeographie (Sammlung Göschen).
- DRUDE, O., 1890, Handbuch der Pflanzengeographie (Bibliothek Geographischer Handbücher herausgegeben von Prof. Dr. Friedrich Ratzel). Stuttgart.
- »— 1913, Die Ökologie der Pflanzen (Die Wissenschaft. Sammlung von Einzeldarstellungen aus den Gebieten der Naturwissenschaft und der Technik. Bd. 50).
- DU RIETZ, G. E., FRIES, TH. C. E. und TENGWALL, T. Å., 1918, Vorschlag zur Nomenklatur der soziologischen Pflanzengeographie (Svensk Botanisk Tidskrift, Bd. 12, h. 2).

- DU RIETZ, G. E., 1921, Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie. Upsala.
- »— 1924, Zur Klärung einiger historisch-pflanzensoziologischen Streitfragen (Botaniska Notiser 1924).
- EISLER, RUD., 1910, Wörterbuch der philosophischen Begriffe. Dritte Auflage. Bd. III. Berlin.
- ENGLER, Ad., 1879, 1882, Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, insbesondere der Florengebiete seit der Tertiärperiode. I, II. Leipzig.
- »— 1914, Pflanzengeographie (Die Kultur der Gegenwart, dritter Teil, vierte Abt., Bd. IV, 1914).
- GRAEBNER, P., 1910, Lehrbuch der allgemeinen Pflanzengeographie nach entwicklungsgeschichtlichen und physiologisch-ökologischen Gesichtspunkten mit Beiträgen von Paul Ascherson. Leipzig.
- GRISEBACH, A., 1884, Die Vegetation der Erde nach ihrer klimatischen Anordnung. Ein Abriss der vergleichenden Geographie der Pflanzen. Zweite vermehrte und berichtigte Auflage. Bd. I—II. Leipzig 1884.
- HAUSEN, H., 1910 (A), De gamla strandbildningarna på Åland och deras förhållande till stenåldersboplatserna (Fennia, 28, N:o 3).
- »— 1910 (B), Orogratiska studier på Åland med särskild hänsyn till rapakivi-berggrunden och dess förklyftningsförhållanden (Fennia, 28, N:o 4).
- »— 1910, Ålands och Åbo skärgård. 1. Geografisk översikt och geomorfologiska betraktelser (Atlas öfver Finland 1910. — Kartbladet n:o 10). — L'archipel d'Åland et d'Åbo. 1. Aperçu géographique et considérations géomorphologiques (Atlas de Finlande 1910. — Carte N:o 10).
- HAUSEN, REINH., 1914, Kalkutförsel från Åland under äldre tider (Fennia, 34, N:o 5).
- HEIKINHEIMO, O., 1915, Kaskiviljelyksen vaikutus Suomen metsiin. Referat: Der Einfluss der Brandwirtschaft auf die Wälder Finnlands (Acta Forestalia Fennica, 4).
- JACCARD, P., 1900, Contribution au problème de l'immigration post-glaciaire de la flore alpine. Étude comparative de la flore alpine du massif du Wildhorn, du haut bassin du Trient et de la haute vallée de Bagnes. (Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles. Vol. XXXVI, N:o 136).
- »— 1901 (A), Distribution de la flore alpine dans le Bassin des Dranses et dans quelques régions voisines (Ibid. Vol. XXXVII, N:o 140).
- »— 1901 (B), Étude comparative de la distribution florale dans une portion des Alpes et du Jura (Ibid. Vol. XXXVII, N:o 142).
- »— 1902 (A), Lois de distribution florale dans la zone alpine (Ibid. Vol. XXXVIII, N:o 144).
- »— 1902, Vergleichende Untersuchungen über die Verbreitung der alpinen Flora in einigen Regionen der westlichen und östlichen Alpen (Jahresbericht der Naturforschenden Gesellschaft Graubündens, Bd. XLV).
- »— 1902, Gesetze der Pflanzenvertheilung in der alpinen Region. Auf Grund statistisch-floristischer Untersuchungen (Flora oder Allgemeine botanische Zeitung, Bd. 90).
- »— 1908, Nouvelles recherches sur la distribution florale (Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat. Vol. XLIV, N:o 163).

- JACCARD, P., 1922, La chorologie sélective et sa signification pour la sociologie végétale (Memoires de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles, N:o 2).
- JOHANSSON, K., 1897, Hufvuddragen af Gotlands växttopografi och växtgeografi grundade på en kritisk behandling af dess kärlväxtflora (Kongl.-Svenska Vetenskaps-akademiens Handlingar, Bd. 29, N:o 1).
- LINDMAN, C. A. M., 1918, Svensk fanerogamflora. Stockholm 1918.
- LINKOLA, K., 1916, 1921, Studien über den Einfluss der Kultur auf die Flora in den Gegenden nördlich vom Ladogasee. I. Allgemeiner Teil u. II. Spezieller Teil (Acta Societatis pro Fauna et Flora Fennica, 45, N:o 1 u. 2).
- MILL, J. ST., 1906, A System of Logic Ratiocinative and Inductive. The Silver Library Ed. London.
- NORRLIN, J. P., 1906, Suomen Keltanot. Hieracia florae fennicae (Ex A. J. Mela, Suomen kasvio edit. V, quam curavit A. K. Cajander).
- »— 1910, Naturen och växtligheten (Atlas öfver Finland 1910. — Kartbladet N:o 20). — La nature et la végétation (Atlas de Finlande 1910. — Carte N:o 20).
- PALMGREN, A., 1903, Carex-gruppen Fulvellae (Meddelanden af Societas pro Fauna et Flora Fennica, H. 35).
- »— 1910, Bidrag till kännedomen om Ålands vegetation och flora. I. Taraxaca u. II. Taraxacum-former (Acta Soc. pro F. et Fl. Fenn., 34, N:o 1 u. 5).
- »— 1912, Hippophaës rhamnoides auf Åland (Ibid., 36, N:o 3).
- »— 1915—1917, Studier öfver löfängsområdena på Åland. Ett bidrag till kännedomen om vegetationen och floran på torr och på frisk kalkhaltig grund. I. Vegetationen; II. Floran; III. Statistisk undersökning af floran (Ibid., 42).
- »— 1917, Hafstornet (Hippophaës rhamnoides), dess utbredning, biologi och uppträdande på Åland (Vortrag in der Versammlung der Finnischen Forstgesellschaft am 22. Febr. 1913). (Acta Forestalia Fennica, 7).
- »— 1919, Om Convolvulus sepium L. och Fritillaria Meleagris L. i Finland (Meddelanden af Societas pro Fauna et Flora Fennica, H. 45).
- »— 1921, Die Entfernung als pflanzengeographischer Faktor (Acta Soc. pro F. et Fl. Fenn., 49, N:o 1, 1921).
- »— 1922 (A), Zur Kenntnis des Florencharakters des Nadelwaldes (Acta Forestalia Fennica, 22).
- »— 1922 (B), Über Artenzahl und Areal sowie über die Konstitution der Vegetation. Eine vegetationsstatistische Untersuchung (Übersetzung von des Verfassers: Studier öfver löfängsområdena på Åland. III. Statistisk undersökning af floran, 1917) (Acta Forestalia Fennica, 22, 1922).
- SCHARFETTER, R., 1909, Über die Artenarmut der ostalpinen Ausläufer der Zentralalpen (Österreichische botanische Zeitschrift, Jahrg. 1909, Nr. 6).
- SCHIMPER, A. F. W. 1898, Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena.
- SCHRÖTER, C., 1913, Geographie der Pflanzen c) Genetische Pflanzengeographie (Handwörterbuch der Naturwissenschaften, Bd. IV).
- TANNER, V., 1908, Fenno-Skandian maankohoamisesta (Oma maa. Bd. III).
- WARMING, EUG. und GRAEBNER, P., 1918, Eug. Warming's Lehrbuch der Ökologischen Pflanzengeographie, dritte umgearbeitete Auflage. Berlin.

- WITTING, R., 1918, Hafsytan, geoidytan och landhöjningen utmed Baltiska hafvet och vid Nordsjön. Referat: Die Meeresoberfläche, die Geoidfläche und die Landhebung dem Baltischen Meere entlang und an der Nordsee (Fennia 39, N:o 5).
- WITTING, R., 1922, Le soulèvement récent de la Fennoscandie (Geografiska annaler 1922, H. 3—4).
- Finlands geologiska undersökning. Beskrifning till kartbladen N:o 16. Kumlinge (K. Ad. Moberg, 1890), N:o 17. Finström (Benj. Frosterus o. J. J. Sederholm, 1890), N:o 21. Mariehamn (Benj. Frosterus, 1892), N:o 25. Föglö (Benj. Frosterus, 1894).
- Förteckning öfver Skandinaviens växter utgifven af Lunds botaniska förening. I. Kärleväxter. Lund 1907. — Andra upplagan 1917.
- Stockholmstraktens växter. Förteckning över fanerogamer och kärlekryptogamer med fyndorter och frekvensuppgifter utgiven af Botaniska sällskapet i Stockholm genom Gunnar Andersson, Joh. Berggren, J. V. Hamner, Govert Indebetou och Nils Sylvén. Stockholm. 1914.
- Suomenmaa. Maantieteellis-taloudellinen ja historiallinen tietokirja. II. Ahvenanmaan lääni. 1920. Helsinki.

Åland.



Massstab 1:500,000

Die Landverteilung (nach H. HAUSENS Karte, Fennia 28, N:o 3 während der jüngeren Steinzeit (schraffiert) sowie zur Zeit der grössten Ausdehnung des postglazialen Meeres (schwarz).

Isobasen (67 m, 64 m) der postglazialen Landhebung.



